Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Arbeiten aus dem zoologischen vergl.-anatomischen Institute der Universität Wien.

Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien.

Von **Oswald Seeliger.**

Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis.*

(Mit 3 Tafeln.)

Nachdem ich mich im zoologischen Laboratorium in Wien einige Zeit lang mit dem Organismus der Ascidien beschäftigt und insbesondere *Clavelina lepadiformis* näher kennen gelernt hatte, versuchte ich während eines sechswöchentlichen Aufenthaltes um die Osterzeit in der zoologischen Station zu Triest, in die Knospungsvorgänge der socialen Ascidien eine Einsicht zu gewinnen.

Die jungen lebenden Knospen sind vollkommen undurchsichtig; erst nach Behandlung mit schwacher Osmiumsäure und Pikrocarminfärbung erhält man Präparate, die in Nelkenöl genügend klar werden. Ältere Knospen und bereits ausgebildete Thiere werden am besten zuerst mit $^1/_2$ procentiger Chromsäure, in welcher Pikrinsäurekrystalle bis zur Sättigung aufgelöst wurden, einige Minuten lang behandelt. Es wirkt diese Lösung auf die jungen Clavelinen sehr rasch ein, so dass die Gewebe in ihrem natürlichen Zustande fixirt werden und Contractionen und Verzerrungen nur selten eintreten.

Von Anfang an hatte ich mir die Frage vorgelegt, wie die erste Knospe an dem geschlechtlich erzeugten Individuum sich bildet.

Es schien mir sehr wichtig, die Entstehung der Colonie selbst zu studiren und den ganzen Entwicklungscyclus kennen zu lernen. Da eine sehr frühe Knospung, vielleicht schon von frei-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schwimmenden Larvenstadien, von vornherein kaum aus dem Bereiche der Möglichkeit lag, wurde ich dazu geführt, wenn auch zunächst nur flüchtig, Larvenstadien zu untersuchen. An den freischwimmenden geschwänzten Stadien war keine Spur von Knospung zu erkennen. Ich wartete ihre Festsetzung ab und verfolgte gleichzeitig diesen Vorgang ein wenig genauer, was mir umsomehr Interesse bot, als ich mir aus Kupffer's Darstellung nicht genügende Klarheit verschaffen konnte. Aber auch an den jungen festsitzenden Ascidien keine Spur von Knospung. Auf einem ziemlich hochentwickelten Stadium starben stets die jungen solitären Clavelinen ab, so dass ich über die erste Knospenbildung keine Beobachtungen anstellen konnte. Bei einem nächsten Aufenthalte am Meere will ich in erster Linie mein Augenmerk auf diesen mir dunkel gebliebenen Punkt richten und bin vielleicht dann so glücklich, die noch solitären Formen bis zur Knospenbildung zu bringen. Ich würde dann die bereits abgeschlossenen Beobachtungen über die Umwandlung der freischwimmenden Larvenform in die solitäre Clavelina, die einige nicht uninteressante Verhältnisse zeigt, gleichzeitig darstellen.

Auf Schnitten, die ich durch den unteren Theil von älteren Thieren machte, um die Organisation kennen zu lernen, erhielt ich schöne Bilder von Eiern verschiedener Entwicklungsstufen. Querschnitte durch ganz junge Individuen, bei welchen sich der Eierstock eben zu bilden begann, zeigten die erste Entstehung der Eizelle. So fand sich eine continuirliche Entwicklungsreihe von einer einfachen Mesodermzelle bis zum reifen Ei.

Es theilt sich somit nachfolgende Darstellung in zwei Abschnitte. In dem ersten wird die Eibildung, in dem zweiten die Knospung besprochen werden. Es schien mir zweckmässiger zu sein, Bemerkungen allgemeinen Inhaltes nicht in einem besonderen Abschnitte vorzubringen, sondern in die Beschreibung der Beobachtungen an den Orten einzuflechten, an welchen sie sich dem aufmerksamen Leser von selbst aufdrängen werden.

Die Eibildung.

Die Eibildung beobachtete ich nur bei den durch Knospung erzeugten Individuen. Denn es war mir nie möglich, aus freischwimmenden Larven oder aus Eiern gezogene Ascidien bis

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zur Geschlechtsreife oder selbst nur bis zur ersten Anlage des Eierstockes zu bringen. Zahlreichen Infusorien fielen sie stets zum Opfer, noch bevor sie ihre definitive Ausbildungsstufe erreicht hatten, ohne dass es mir gelingen wollte, die gefährlichen Feinde abzuwehren. Ich halte es aber für sehr zweifelhaft, ob geschlechtlich erzeugte Individuen der compositen Ascidien überhaupt jemals Geschlechtsproducte entwickeln, und es scheint mir Ganin's [1] Behauptung, dass den geschlechtlich erzeugten zusammengesetzten Ascidien stets die Geschlechtsorgane fehlen, Beachtung zu verdienen.

Die erste Anlage des Eierstockes zeigt sich bei den Knospen sehr spät. Fast alle Organe sind schon ihrer definitiven Ausbildung nahe. Mund und Afteröffnung sind bereits durchgebrochen und das Individuum befähigt, selbstständig Nahrung aufzunehmen; die Perithoracalröhre hat den Kiemendarm umwachsen, und eine grosse Anzahl rundlicher Kiemenspalten sind entstanden, der Darmtractus hat sich in Kiemendarm, Oesophagus, Magen, Mittel- und Enddarm deutlich gegliedert und oft bereits in den dorsalen Theil des Peribranchialraumes (Kloake) geöffnet; erst dann treten die zahlreichen freien Mesodermzellen dorsal zwischen Magen und Enddarm zur Bildung des Ovariums zusammen. Fig. 1 auf Tafel I und Fig. 1 und 2 auf Tafel III geben einen Überblick über die gegenseitige Lagerung der Organe.

Das Verständniss für diese erste Anlage fordert es, einiges über die Herkunft und Natur dieser freien Zellen vorauszuschicken.

Wir bezeichnen sie als Mesodermzellen, weil sie zwischen dem äusseren und inneren Blatte ursprünglich gelegen bei der Knospung eine wichtige Rolle spielen und, sei es direct oder indirect, an der Bildung wichtiger Organe theilnehmen. Wie sich später aus der Darstellung des Baues des entwickelten Thieres ergeben wird, sind sie identisch mit den Blutkörperchen und werden als solche durch die Pulsationen des Herzens im Leibesraume der Ascidien freischwimmend in der den ganzen Organismus durchtränkenden Flüssigkeit nach allen Theilen des Körpers

[1] Ganin, „Neue Thatsachen aus der Entwicklung der Ascidien" Zeitsch. f. w. Zool. XX, 1870.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hingeführt. So gelangen diese freien Mesodermzellen in die weit ausgestreckten Stolonen, sammeln sich in den Enden derselben wo die Contraction des Herzens zu ihrer Weiterbewegung nicht mehr ausreicht, an und führen dann zur Knospenbildung. So scheint mir auch ihr Zusammentreffen zur Bildung des Ovariums dorsal vom Herzen zwischen den beiden Schenkeln des Darmtractus kein zufälliges, sondern bedingt einerseits durch die geringe Geschwindigkeit der Circulation der Leibesflüssigkeit an dieser, Stelle, andererseits durch die ausserordentlich günstigen Ernährungsbedingungen, welche gerade an dieser Stelle ein rasches Heranwachsen der kleinen Mesodermzellen zu den zahlreichen und grossen Eizellen in ganz ausserordentlichem Masse ermöglichen. Wie erwähnt, finden sich diese Wanderzellen schon in der ersten Knospenanlage im Stolo selbst vor; und es ist somit die Abstammung der Mesodermzellen der jungen Knospe von den entsprechenden Zellen des Mutterindividuums über allen Zweifel erhaben. Wichtiger freilich und weitaus schwieriger ist die Beantwortung der Frage nach der Entstehung der freien Mesodermzellen im geschlechtlich erzeugten Individuum und in der ersten Knospe. Leider konnte ich nie Larvenformen so weit führen, dass die junge Ascidie Knospen getrieben hätte.

Nichtsdestoweniger glaube ich annehmen zu dürfen, dass die Bildung der ersten Knospe auf ganz gleiche Weise vor sich geht, wie die der dritten und späteren Generation, d. h., dass die erste Knospengeneration an den Stolonen der noch solitären Ascidien auf gleiche Weise sich entwickelt. Dies zugegeben, sind die freien Mesodermzellen einer jeden Knospe schliesslich auf diejenigen der jungen solitären Ascidie zurückgeführt und es handelt sich nun darum, den Ursprung dieser festzustellen. Ich greife hier ein wenig vor, indem ich das an einem anderen Orte noch näher zu begründende Ergebniss mittheile. D i e f r e i e n M e s o d e r m z e l l e n d e r g e s c h l e c h t l i c h e r z e u g t e n A s c i d i e l a s s e n s i c h z u n ä c h s t a u s d e n s e i t l i c h e n M e s o d e r m s t r e i f e n d e s E m b r y o s, w e l c h e v o m E n t o d e r m g e b i l d e t [1] w e r d e n, z u m g r ö s s t e n T h e i l e a b e r a u s d e m e i n g e z o g e n e n S c h w a n z e

[1] Diese Entstehung des Mesoderms hat zuerst Kowalevsky („Weitere Studien über d. Entw. d. einf. Ascidien", Arch. f. mikros. Anat. VII,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Larve ableiten. Dieser ward von beiden Keimblättern gebildet und brachte Muskeln, Stützsubstanzen (Chorda) und bei einigen Formen auch Nerven zur Entwicklung. Alle diese Zellen gehen, wenn auch in ganz veränderter Form, in die Mesodermzellen der jungen Ascidie über, betheiligen sich direct an der Bildung der Knospe, bleiben in dieser zum Theil freie Mesodermzellen und Bindegewebszellen, werden zum Theil Muskelzellen, aber nicht mehr quergestreifte, wie im Schwanze der Larve, und schliessen sich zum Theil zur Bildung der Eier zusammen. So participiren an der Bildung des Eies Elemente beider Keimblätter, welche in einer früheren Generation bereits verschiedene Functionen ausgeübt hatten.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen über die freien Mesodermzellen wende ich mich dazu, ihre Umbildung zu dem Eierstocke darzustellen. Die die Eierstocksanlage bildenden Zellen haben verschiedene Grösse, sind aber stets ausserordentlich klein, so dass ihre Structur erst bei starken Vergrösserungen sichtbar wird. Wie bei den meisten freien Mesodermzellen lässt sich in den eben zusammentretenden Zellen zunächst noch ein grösserer Kern mit Deutlichkeit nicht erkennen. (Tafel I, Fig. 1.)

Vielmehr scheint die Kernsubstanz in einzelne gröbere Körnchen zwischen dem feiner gekörnten Zellplasma aufgelöst zu sein. So beschaffene Zellen findet man sehr zahlreich selbst noch in sehr alten Eierstöcken. Sie erhalten sich durch fortgesetzte Theilung, die umso rascher erfolgen kann, als die Ernährungsbedingungen ausserordentlich günstige sind. Der erste Vorgang bei der Umwandlung dieser Zellen zu wirklichen Eizellen ist nun die Bildung eines verhältnissmässig grossen Kernes. (Fig. 1 und Fig. 2.) Bei der ausserordentlichen Kleinheit des Objectes ist es äusserst schwierig, in dieser subtilen Frage sich Klarheit und Sicherheit zu verschaffen; doch dürfte nachfolgende Deutung dem wahren Thatbestande vielleicht ganz entsprechen.

Die in der Zelle mehr oder minder gleichmässig vertheilten Körnchen der Nucleussubstanz verringern sich, indem sie zu einem

---

1871) sicher erkannt. Neuerdings scheint van Beneden diese Frage einer eingehenden Untersuchung unterzogen zu haben; seine Resultate sind bis jetzt leider nur in einer vorläufigen Mittheilung bekannt geworden. (Zool. Anzeiger Nr. 88, 1881.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nicht ganz central liegenden Nucleus zusammentreten. (Fig 2.) Gleichzeitig vergrössert sich die Zelle bedeutend durch Aufnahme von Nährstoffen. Endlich verschwinden die gröberen Nucleuspartikelchen aus dem Plasma vollständig und ein homogener, in Carmin sich sehr intensiv färbender grosser Nucleus ist gebildet, der in einem helleren, weil flüssigeren Plasma suspendirt erscheint. (Fig 3.) Die eigentliche Zellsubstanz der ursprünglichen freien Mesodermzelle hat nämlich gleichzeitig eine Veränderung erfahren müssen. Ursprünglich ist sie ziemlich dicht. Während nun die Nucleustheilchen in centripetaler Richtung zur Bildung eines dichten Kernes wandern, geht eine entgegengesetzte Anordnung der Zellsubstanz vor sich. Eine dichtere, in Reagentien sich intensiver färbende Schicht entsteht im Umkreise, während der Kern von hellerem und flüssigerem Plasma umgeben ist. (Fig. 2 und Fig. 3.) Die stete Grössenzunahme des ganzen Gebildes erschwert eine genaue Sicherstellung der Vorgänge ausserordentlich.

Wir müssen aber nun die werdende Eizelle in ihrem Verhältnisse zu den Nachbarzellen ins Auge fassen. Wir wissen bereits, dass sich eine grosse Anzahl freier Mesodermzellen dicht aneinander gelagert hat zur Bildung der Eierstocksanlage; und es fragt sich nun, ob alle diese Zellen den eben beschriebenen Umwandlungsprocess durchmachen? Dies geschieht nun keineswegs. Immer nur Eine Zelle ist in einem gewissen Umkreise befähigt, zum Ei sich auszubilden, während ihren Nachbarzellen das Loos zufällt, sie auf dem Wege zur Vervollkommnung zu unterstützen, ja sogar in ihr aufzugehen. Es ist dies ein schöner Beweis dafür, wie nur wenige im Ringen um die Existenz bestehen und das Ziel ihrer Entwicklung im Kampfe um's Dasein erreichen, während die weitaus grössere Zahl, weniger günstig ausgestattet, dem Untergange verfällt. In erster Linie mag es wohl die Lage der betreffenden Mesodermzelle im jungen Eierstocke sein, welche sie zur Entwicklung bestimmt, dann nämlich, wenn ein grösserer Nahrungszufluss stattfinden kann. Solche Zellen wachsen zuerst heran; den anderen ist dies in gleichem Masse nicht mehr möglich. Diese bleiben im Wachsthume zurück zum Vortheile für ihre sich weiter entwickelnden Schwestern; und auch activ betheiligen sie sich an der Entwicklung des Eies, indem sie selbst mit ihrer Masse als ernährendes Element den werdenden Eiern zufliessen und in

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ihnen aufgehen. Diese Vorgänge, welche so verschiedene Deutung erfahren haben, sollen jetzt besprochen werden.

Auf Fig. 2 sehen wir, wie die dunkle Schicht des entstehenden Eies auf einer Seite dicht umgeben ist von Mesodermzellen. In einigen von diesen ist bereits ein Kern vorhanden, so dass sie sich also zu Eiern zu entwickeln beginnen. Zwischen der dunklen Schicht des Eies und den nächstliegenden Mesodermzellen ist eine scharfe Abgrenzung nicht vorhanden; vielmehr hat es den Anschein, als ob jetzt schon einzelne Mesodermzellen an der Bildung des Eies direct sich betheiligten. Einzelne gröbere Körnchen in der dunklen Schicht des Eies (Fig. 2 und 3) scheinen mir deutlich auf ihren Ursprung aus Nucleuskörnchen naher Mesodermzellen hinzuweisen, die im Ei bereits aufgegangen sind. Freilich könnten sie auch den Nucleuskörnchen der eigenen Zelle entstammen; dagegen spricht jedoch die vorangegangene Bildung des Kernes, welche kaum anders als aus jenen zerstreuten Körnchen, die im Plasma der Zelle schweben, erklärt werden kann, so dass für die Körperchen in der dunklen Schicht kein genügendes Material mehr übrig bleibt. Immerhin mögen aber einzelne Nucleuskörnchen bei der centrifugalen Anordnung des dichten Zellplasmas in dieses hineingerathen.

Ich bin demnach der Ansicht, dass schon auf sehr früher Stufe der Entwicklung einzelne Mesodermzellen mit dem jungen Ei verschmelzen und so ein rascheres Wachsthum ermöglichen. Bei einzelnen älteren Eiern liess sich ihr Verschmelzen mit Mesodermzellen sehr schön beobachten. (Fig. 4.) Oft auch geschieht es, dass mehrere Zellen zu einer Masse zusammenfliessen, in welcher sich eine Zeit lang einzelne Zellen noch unterscheiden lassen. Später wird diese Plasmamasse als Nährmaterial der nachbarlichen Eizelle zugeführt und scheint mir dann stets nur zur Vergrösserung der dunklen Eisubstanz beizutragen.

Während so einige freie Mesodermzellen des Ovariums im Ei ganz aufgehen, behalten andere längere Zeit ihre Zellindividualität bei und treten mit dem Ei in nur losere Beziehung: sie bilden sich zu Follikelzellen um, denen in erster Linie eine schützende Function zukommen mag. Schon auf sehr früher Entwicklungsstufe des Eies zeigt sich dieser Process und es ist dann nicht immer möglich, zu entscheiden, ob die betreffende Mesodermzelle

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zur Follikelzelle sich gestalten, oder ob sie direct in der dunklen Schicht des Eies aufgehen wird. In sehr vielen Fällen ist die Follikelzelle nur ein Durchgangsstadium und wird später von der dunklen Schicht resorbirt.

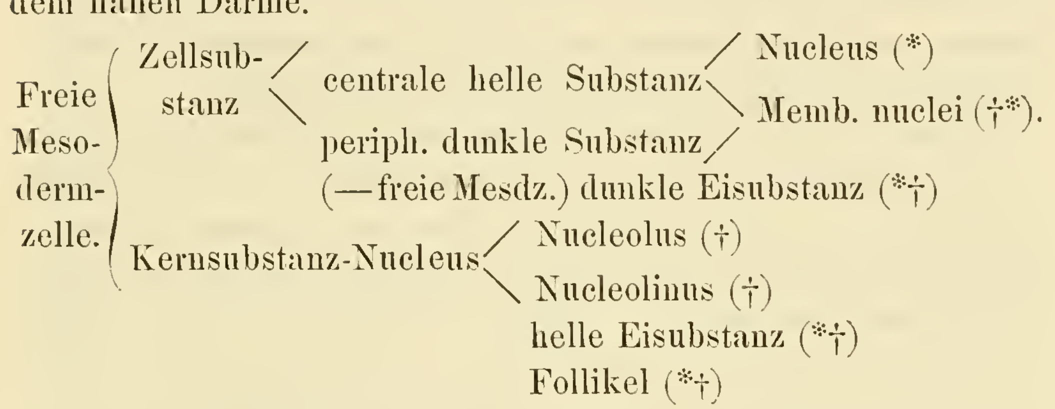
Die zur Follikelzelle werdende Mesodermzelle zieht sich ausserordentlich flach aus, so dass sie einen sehr beträchtlichen Theil des jungen Eies umschliessen kann. (*fz* Fig 3.) Die Bildung des Follikels durch das Zusammentreffen solcher Zellen ist von der Grösse des Eies ziemlich unabhängig, indem oft schon recht grosse Eier des Follikels entbehren, während er um weit kleinere bereits gebildet ist. (Fig. 4.) Dagegen bestimmt die Ausbildung des Follikelepithels die Entwicklungsstufe des Eies: somit ergibt es sich, dass kleinere Eier bisweilen höher entwickelt sein können als die grösseren. Sobald nämlich Follikelzellen sich bilden und einige von ihnen bereits zusammengetreten sind, entsteht unter dieser Stelle die helle Schicht der Eizelle. (*p*, Fig 3, 4 und folg.) In derselben ist eine Structur nicht zu erkennen; sie stellt eine helle gallertartige Masse dar. Die Ursache ihrer Bildung mag in Ernährungsverhältnissen liegen. Hat sich das Follikelepithel vollständig geschlossen (Fig. 5), so sind alle Theile des Eies selbst gebildet: die helle, gallertartige Substanz; die dunkle Substanz; der grosse Kern mit dem sich intensiv färbenden Nucleolus sammt Nucleolinus.

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich bei Vergleichung der Figuren 1 bis 5 ein nicht uninteressantes Verhältniss des Nucleus und Nucleolus der Eizelle (Fig. 5 und folg.) zu den gleichbenannten Theilen der Mesodermzellen. Das, was bei der freien Mesodermzelle — nach Concrescenz der einzelnen Körnchen — als Nucleus bezeichnet wird, liefert den Hauptbestandtheil für das Kernkörperchen, Nucleolus, der späteren Eizelle. Weiter wird der weitaus grössere Theil der Zellsubstanz der freien Mesodermzelle und zwar der sich central um den Kern anordnende hellere, zum sogenannten Nucleus der Eizelle. Nur ein ganz kleiner Theil der ursprünglichen Zellsubstanz, der sich im Umkreise der hellen Schicht ansetzende dichtere Theil, betheiligt sich an der Bildung der dunklen Substanz des Eies, welche freilich zum allergrössten Theile durch Nährflüssigkeit und Resorption von Mesodermzellen heranwächst.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wollen wir auf den Unterschied von eigentlicher Zellsubstanz und Kernsubstanz ein Gewicht legen, so ist zu beachten, dass in allen Theilen des Eies Substanz von Kernen freier Mesodermzellen vorhanden ist, mit Ausnahme des Eikernes, der nur aus Zellsubstanz besteht; am concentrirtesten findet sie sich im Nucleolus, der nur aus freilich durch Nahrungsaufnahme vergrösserten Kernsubstanz gebildet ist.

Das nachfolgende Schema verdeutlicht die Bildung der verschiedenen Theile des Eies aus den freien Mesodermzellen durch Aufnahme von neuen Zellen und von Nährflüssigkeit aus dem nahen Darme.



(Das Kreuz bedeutet, dass in dem betreffenden Theile des Eies Kernsubstanz der freien Mesodermzellen, der Stern, dass Zellsubstanz enthalten ist.)

Wir verliessen das Ei auf dem Stadium, in welchem das Follikelepithel sich zu bilden beginnt. Wie erwähnt, entstehen die Follikel aus den freien Mesodermzellen im Umkreise des sich bildenden Eies. Der erste Vorgang dieser Umbildung besteht darin, dass sich die freie Mesodermzelle flach auszieht, so dass wir Querschnitte erhalten, wie sie in Fig. 3, 4, 5 *fz* abgebildet sind. Beginnt die Bildung des Follikel auf einer noch sehr niederen Stufe der Entwicklung, so nimmt die Follikelzelle einen beträchtlichen Theil des Umfanges der Eizelle ein. (Fig. 3.)

Zugleich concentrirt sich in den abgeplatteten Follikelzellen die Kernsubstanz. Immer zahlreichere Follikelzellen werden gebildet, bis endlich ein das Ei continuirlich umschliessendes Follikelepithel entstanden ist. (Fig. 5.) Anfänglich lassen sich darin die einzelnen Zellen noch mehr oder minder scharf unterscheiden. Später, wenn bei zunehmender Grösse des Eies die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Follikelzellen durch neue Umformung von Mesodermzellen und wahrscheinlich auch durch Theilung zahlreicher geworden sind und sich dichter aneinander lagern, schwinden die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen immer mehr und mehr (Fig. 6 und 8), bis endlich in einer ziemlich dicken, zum Theile gekörntes Plasma enthaltenden Schicht nur die Kerne sichtbar sind. (Fig. 9.)

Mit diesen eben dargestellten Vorgängen der Follikelbildung hängt eng zusammen das Auftreten von Zellen im Ei innerhalb des Follikels, welches von verschiedenen Forschern die mannigfachste Deutung erfahren hat. Es sind dies die sogenannten Testazellen oder Tunicazellen. (*tz* Fig. 6 und folg.) Sie haben ihren Namen von der nunmehr als irrthümlich[1] erkannten Ansicht erhalten dass sie später den Mantel der Larve bilden.

Kowalevsky, Ussov und Babuchin leiten diese Zellen aus den Follikelzellen ab, während Metschnikow, Kupffer und Giard sie aus dem Dotter des Eies selbst entstehen lassen. Es ist bemerkenswerth, mit welcher Zähigkeit von beiden Seite an der einmal aufgestellten Ansicht festgehalten wird, so dass man fast anzunehmen versucht wäre, es verhielten sich die Eier verschiedener Arten in Bezug auf die Testazellenbildung ganz verschieden. In der ersten Arbeit[2] hatte Kowalevsky die Entstehung der Testazellen nicht eingehender untersucht. Kupffer[3] kam bei *Ascidia canina* zu dem oben mitgetheilten Resultate. Um einzelne nicht unbedeutende Widersprüche zu lösen, die Kupffer erhoben hatte, unternahm Kowalevsky neuerdings[4] die Untersuchung der Ascidienentwicklung und hielt auf Grund von Querschnitten durch den Eierstock von *Ascidia mammillata* seine Ansicht aufrecht, dass die Testazellen aus dem Follikelepithel abstammen und nicht etwa durch freie Zellbildung

[1] Vergl. besonders O. Hertwig. „Untersuchungen ü. d. Bau u. d. Entw. d. Cellulosemantels d. Tunicaten“. Jen. Zeitsch. VII, p. 46; und weiter: C. Semper, „Über die Entst. d. geschichteten Cellulose-Epidermis d. Ascidien“, Arbeiten a. d. zool. Inst. Würzburg 1875.

[2] A. Kovalevsky, „Entwicklung d. einf. Ascidien“. Mèm. d l'Acad. St. Petersb. T. X., Nr. 15, 1866.

[3] Kupffer, „Die Stammesverwandtschaft zw. Ascidien u. Wirbelth.“ Arch. f. mikr. Anat. VI, 1870.

[4] A. Kowalevsky, „Weitere Studien ü. d. Entw. d, einf. Ascidien“. Arch. f. mikr. Anat. VII, 1871.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aus dem Dotter des Eies hervorgehen. Im folgenden Jahre publicirte Kupffer [1] abermals Untersuchungen über die Testazellenentstehung und blieb ebenfalls bei seiner früheren, Kowalevsky entgegengesetzten Auffassung. Noch in demselben Jahre kam Metschnikow [2] zu dem nämlichen Resultate wie Kupffer und auch Giard [3] schloss sich dieser Ansicht an. Später sprach sich Kowalevsky [4] abermals für seine erste Ansicht aus, trotz der entgegengesetzten Resultate in den Arbeiten Kupffer's, Metschnikow's und Semper's. Ussow [5] hatte sich in demselben Jahre bereits für Kowalevsky's Auffassung erklärt, und sogar an der von Hertwig gründlich widerlegten Mantelbildung durch die Testazellen festgehalten. Zu ganz seltsamen Resultaten gelangte Semper. [6] Alle früheren Beobachter hatten die Testazellen als echte Zellen aufgefasst, entstanden entweder durch Umwandlung oder Theilung der Follikelzellen, oder, wie Andere meinten, hervorgerufen durch „eine Art freie Zellbildung" aus dem Dotter des Eies. Semper nun hält die Testazellen nicht für wirkliche Zellen, sondern es sind — meint er — durch Reagentien oder Seewasser ausgepresste Dottermassen: „Testatropfen", welche im lebenden natürlichen Zustande erst verhältnissmässig spät auftreten; bei Clavelina z. B. erst während der Furchung. Wahrscheinlich treten sie im natürlichen Zustande erst dann auf, wenn das Ei frei geworden ist und längere Zeit dem Seewasser ausgesetzt war (l. c. p. 10). Semper vergleicht die „Testatropfen" den Richtungsbläschen gewisser Schneckeneier. Ich lasse nun meine Beobachtungen über die Testazellen folgen.

---

[1] Kupffer, „Zur Entw. d. einf. Ascidien". Arch. f. mikr. Anat. VIII, 1872.

[2] Metschnikow, „Zur Entw. d. einf. Ascidien". Zeitsch. f. wiss. Zool., XXII, 1872.

[3] Giard, „Etude critique d. trav. d'Embryog. rel. à la parenté d. Vertebr. et des Tunic.", Arch. Zool. exp. I, 1872, p. 233—288. „II. Etud. crit." ibid. p. 397—428. „Recherches sur les Asc. comp. ou Synasc. ibid. p. 501—704.

[4] A. Kowalewsky, „Über d. Entw. d. Pyrosoma". Arch. f. mik. Anat XI, p. 607.

[5] „Zool. embryol. Untersuchungen. Die Mantelthiere". Arch. f. Natg. 41. Jahrg., Bd. 1.

[6] „Über die Entst.", Arbeiten a. d. zool. Instit. Würzburg 1875.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wir haben die Beschreibung der Eientwicklung auf einem Stadium abgebrochen, welches dem in Fig. 5 abgebildeten entspricht und nur den Verlauf der Eifollikelbildung ein wenig weiter bis zu der in Fig. 9 abgebildeten Form verfolgt.

Bevor ich aber auf die Testazellenfrage eingehe, muss ich Einiges über Veränderungen am Nucleus (*n* Fig. 3 und folg.) nachtragen und werde gleich die Weiterbildung desselben beschreiben, soweit ich sie verfolgt habe.

Der helle, grösstentheils aus der Zellsubstanz der Mesodermzelle hervorgegangene Nucleus des Eies nimmt rasch durch Nahrungsaufnahme an Grösse zu (Fig. 3); hat er ein gewisses Volumen erreicht, so geht dann sein Wachsthum langsamer vor sich, als das des Dotters. Schon auf ziemlich frühem Grössenstadium (Fig. 4) zeigen sich in seiner Substanz gewisse Umlagerungen, welche vielleicht auf Flüssigkeitsaufnahme zurückzuführen sind. Das dichtere Plasma wird theilweise in Netzform zusammengedrängt, theilweise ordnet es sich wandständig an. Bei flüchtiger Betrachtung unter schwächeren Vergrösserungen können leicht die Kreuzungspunkte im Netzwerke, in welchem eine beträchtlichere Menge körnigen Plasmas angesammelt ist, für Nucleoli gehalten werden. Der wahre Nucleolus färbt sich in den bekannten Reagentien äusserst intensiv und bringt, vielleicht auch nur als Ausdruck einer nur quantitativ verschiedenen — d. h. dichteren oder dünneren — Substanz, in seinem inneren verschieden geformte, zum Theil zahlreiche Nucleolini hervor. Die Vacuolisirung des Nucleus schreitet immer mehr vor; sein wandständiges Plasma verdichtet sich zur Bildung einer Membrana nuclei, die auf einem späteren Stadium, wenn der Kern schrumpft, sich in Falten legt und dann sehr deutlich wird. In reifen Eiern, die bereits im Peribranchialraume liegen, ist die Membran nicht mehr zu sehen; sie ist von dem Dotter des Eies resorbirt worden. Ob an der Bildung dieser Membran wirklich nur allein Substanz des Kernes sich betheiligt, oder ob nicht vielleicht auch Elemente des Dotters hinzutreten, vermochte ich mit Bestimmtheit nicht zu unterscheiden. Doch liegt es nahe, eine Betheiligung des Dotters für unwahrscheinlich zu halten.

Auf Fig. 6 begegneten wir zuerst in der hellen Substanz des Eies dicht an der Follikelwand gelagerte Körperchen, welche als

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Testazellen bezeichnet wurden. Bei *Clavelina* zeigt sich auf den ersten Blick eine auffallende Ähnlichkeit mit den freien Mesodermzellen ausserhalb des Eies, welche die Entwicklung zu einem Ei nicht durchmachen konnten und durch Theilung sich vermehrt haben. Die Testazellen haben dieselbe Grösse; sie enthalten ebenfalls fast nie eine central gruppirte Kernsubstanz, sondern es ist dieselbe mehr oder minder gleichmässig in dem Zellplasma vertheilt. Die Färbung mit Carmin, Hämatoxylin, Chrom-Pikrinsäure wirkt auf Testazellen und freie Mesodermzellen in gleicher Weise. So wie wir ausserhalb des Eies die freien Mesodermzellen amöboide Bewegungen ausführen, sich in die Länge ziehen sehen (Fig. 4 und 6), erkennen wir auch an den Testazellen eine gewisse Formveränderungsfähigkeit. Dies Alles scheint mir darauf hinzuweisen, dass wir die Testazellen auf Einwanderung von aussen her zurückführen müssen. Freilich kann eine solche mit vollkommener Sicherheit nur an einer lebenden Zelle bewiesen werden. Ob aber an einem frei präparirten, sich entwickelnden jungen Ei, dem die natürliche Nahrungszufuhr entzogen ist, auch nur die unmittelbar bevorstehenden Entwicklungserscheinungen normal vor sich gehen werden, bleibt immerhin fraglich.

Die Querschnitte durch junge Eier liessen mich aber über die Vorgänge durchaus nicht im Zweifel. Die besten Bilder erhielt ich hier nach Färbung mit einer concentrirten Hämatoxylinlösung in absolutem Alkohol, der vor dem Gebrauche ein 5—7-faches Volumen 70 procentigen Alkohols zugeführt wurde. Leider aber ist diese Färbung nicht von Bestand, sondern schwindet mit der Zeit immer mehr und mehr. Übrigens mag dies in diesem Falle daran liegen, dass die gesammelten Thiere zuerst mit Säuren behandelt worden waren, und dass wahrscheinlich Reste derselben trotz wiederholten Wechsels des Alkohols zurückgeblieben waren.

In Fig. 6 ist ein Stadium abgebildet, welches wohl die Zusammengehörigkeit von Testazellen und den äusseren freien Mesodermzellen zur Genüge bezeugt, so dass das Einwandern der Testazellen für *Clavelina* kaum in Zweifel gezogen werden kann.

Es fragt sich nun aber, wie dieses Einwandern vor sich geht? Wie bekannt, hat Kowalevsky ein Einwandern von Follikel

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zellen behauptet, und diese sind ja nichts Anderes, als abgeflachte freie Mesodermzellen, deren Kernsubstanz sich gleichzeitig zum grössten Theile concentrirt hat. Anfänglich mögen vielleicht die noch nicht vollständig oder doch nur sehr lose aneinander gefügten Follikelzellen den mit Formveränderung begabten Zellen den Durchtritt direct gestatten, späterhin wohl kaum mehr. Setzen sich dann immer noch ausserhalb des Follikels Mesodermzellen an, so mögen wohl die darunterliegenden Zellen genöthigt werden, aus dem noch immer nicht festen Epithelverbande auszuscheiden (Fig. 6 und 8), während ihre Stelle von jenen eingenommen wird.

Dass es übrigens sehr unwesentlich ist, ob eine äussere Mesodermzelle direct oder erst auf dem Umwege des Follikelzellstadiums übertritt, dürfte nicht recht bezweifelt werden können, umsomehr, als oft schon ausserhalb des Follikels die Mesodermzelle das flache Aussehen mit oder auch ohne deutlicher Centralisation der Nucleussubstanz gewinnen kann. Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass auch Testazellen mit centraler Anordnung einer sich intensiv färbenden Substanz, die kaum anders als ein wirklicher Kern gedeutet werden kann, vorkommen. (Fig. 8.) Ich würde darauf wenig Gewicht legen, ob sich eine centrale Anordnung der Kernsubstanz vorfindet, oder ob dieselbe mehr oder minder gleichmässig in der Zelle vertheilt ist, wenn nicht Semper auf das Fehlen eines Kernes zur Unterstützung seiner Deutung der Testazellen als „Testatropfen“ hingewiesen und ihre Zellnatur geläugnet hätte.

Die Testazellen liegen also in der hellen Substanz des Eies dem Follikel mehr oder minder dicht an. Dass ihre Substanz mit der dunklen Eischichte eine grosse Ähnlichkeit besitzt, was sich auch bei den verschiedenen Färbungen äussert, darf uns nach der Kenntniss der Genese dieses Eitheiles nicht Wunder nehmen; andererseits wird dadurch die irrthümliche Ableitung der Testazellen aus dem Eidotter selbst begreiflich.

Wir erwähnten bereits oben, dass vielleicht auf sehr frühem Stadium der Eibildung schon benachbarte Mesodermzellen mit einbezogen werden; dass dies aber jedenfalls auf vorgerückterem Alter des Eies stattfindet, beweist Fig. 4. Offenbar besteht zwischen den Testazellen und jenen bereits früher dem werdenden Ei als Nährmaterial zugeführten Zellen kein wesentlicher Unter-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schied, nur geschieht die Einwanderung zu verschiedenen Zeiten so dass inzwischen der Follikel gebildet wurde. Wie diese Vorgänge continuirlich ineinander übergehen, zeigt uns Fig. 4, welche zwei benachbarte Eizellen aus einem Eierstocke darstellt. Es liegt darnach nahe, auch in den Testazellen zunächst nichts anderes zu vermuthen, als Zellen, welche zur Ernährung des noch immer sich stark vergrössernden Eies von aussen zugeführt werden. In der That lassen die Verhältnisse bei *Clavelina* darüber kaum einen Zweifel bestehen.

Wir verfolgen also die Weiterentwicklung und die Schicksale der Testazellen im wachsenden Ei. In der structurlosen, gallertartigen hellen Eischichte heben sich die Testazellen scharf ab, so dass ihre amöboiden Bewegungen deutlich sichtbar sind. Zunächst sind bei jungen Eiern nur wenige Zellen eingetreten, nach und nach nimmt die Zahl derselben immer mehr zu. (Fig. 8.) Neue Einwanderung und wahrscheinlich auch Theilung der bereits eingewanderten Zellen erklären dies. Als selbstständigen Zellen kommt ihnen das Vermögen der Ernährung, des Wachsthums und der Theilung zu. So sehen wir denn auch in älteren Eiern die Testazellen in Folge der Nahrungsaufnahme herangewachsen. Es scheint dies mit ihrer Bedeutung als Nährzellen für das Ei zunächst im Widerspruche zu stehen; denn indem sie selbst, wachsen, entziehen sie dem Eiinneren einen Theil der Nahrung welcher ihm sonst zufliessen würde. Aber indem sie schliesslich, doch der Atrophie anheimfallen, wird dieser spärlichere Nahrungszufluss in einer früheren Zeit für das Ei bedeutungslos. Im Gegentheile mögen vielleicht die zahlreichen im Vergleiche zum Ei immerhin kleinen Testazellen mit ihrer relativ grossen Oberfläche mehr Nahrung aufzunehmen und mehr neue Masse zu bilden im Stande sein, als die Eioberfläche allein; freilich nur unter der Voraussetzung einer ausserordentlich günstigen Nahrungszufuhr, so dass die Eioberfläche allein sie vollständig auszunützen nicht im Stande wäre. Dass diese Voraussetzung einen gewissen Grad von Berechtigung hat, kann vielleicht daraus ersehen werden, dass nicht nur die Testazellen sich vergrössern, sondern das noch immer genug Nährstoff zwischen ihnen hindurch passirt und ein Wachsthum der dunklen Eischichte ermöglicht. Übrigens darf ich hier nicht verschweigen, dass man, wenn freilich auch nur selten,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Testazellen an der dunklen Eischicht antrifft, was darauf hindeutet, dass dieselben die Gallertschicht durchwandern, um der dunklen Eischicht zuzufliessen.

So wächst nun das ganze Ei im Eierstocke heran. Das Follikelepithel breitet sich langsamer aus, als die dunkle Schicht wächst; so erreicht diese die Testazellen am Follikel und tritt bis zu diesem selbst dicht heran. Jetzt beginnt rasch die Resorption der Testazellen, indem gleichzeitig im Dotter die bekannten Dotterelemente auftreten. Nur noch vereinzelte Testazellen finden sich zwischen den ganz homogenen sich äusserst intensiv färbenden Dotterkugeln vor. (Fig. 9.) Ich glaube, dass die Bildung der grossen Dotterelemente von der Peripherie den Ausgang nimmt und nach und nach den grössten Theil des Eidotters ergreift. (Fig. 10.) Wenigstens waren solche Eier fast stets grösser. Gleichzeitig hat der Follikel das oben beschriebene Aussehen gewonnen; die Zellgrenzen sind nicht mehr wahrnehmbar, sondern nur die einzelnen Kerne, aber auch diese nicht scharf umschrieben. In diesen Eiern, die reifsten, die ich im Eierstocke fand, sind nur noch sehr selten Testazellen zu entdecken; in den meisten Fällen sind gar keine mehr vorhanden, und sie sind bereits aufgezehrt.

In dieser Form gleitet das Ei in den Peribranchialraum, um dort, nachdem die Befruchtung erfolgt ist, die Entwicklung bis zur freischwimmenden Larve durchzumachen. Die Befruchtung scheint mir in der That erst ausserhalb des Eileiters zu erfolgen. Kowalevsky hat bei Perophora [1] nachgewiesen, dass die Hoden viel früher reifen, als die Eier; umgekehrt ist bei den Botrylliden nach Krohn's Beobachtungen [2] eine Selbstbefruchtung dadurch ausgeschlossen, dass die Eier viel früher reif werden als der Samen, so dass wahrscheinlich die Spermatozoen des Mutterthieres die Eier der Tochter befruchten. Die Möglichkeit einer fremden Befruchtung ist auch bei *Clavelina* leicht geboten und mag gewiss in vielen Fällen stattfinden. Denn auch hier können Eier ihre Reife erlangt haben und in den Perithoracalraum gelangt

---

[1] A. Kowalevsky, „S. l. bourgeonnement d. Perophora Listeri." Rev. d. Sc. naturell. Sept. 1874 (trad. p. Giard), vergl. p. 18.

[2] Krohn, „Üb. d. Fortpflanzungsverh. b. d. Botrylliden". Arch. f. Naturg., Bd. 35, 1869. vergl. besonders p. 195.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sein, noch bevor die Spermatozoen befruchtende Kraft erlangt haben. Bei den ersten abgestossenen Eiern scheint dies sogar stets der Fall zu sein. Später aber ist auch der Hoden reif geworden, und für die weitaus grössere Zahl der Eier ist Selbstbefruchtung nicht ausgeschlossen. Künstlich vorgenommene Selbstbefruchtung ergab günstige Resultate.

Die ausgetretenen Eier lagern sich auf der rechten Seite des Peribranchialraumes und erscheinen mit ihren Follikeln aneinandergeklebt, zu mehr oder minder grossen Klumpen vereinigt. Der aus den Kiemenöffnungen tretende Wasserstrom umspült sie und fliesst durch die Egestionsöffnung ab. So liegen die jungen Embryonen in einer Art Brutraum, der stets mit frischem Wasser gefüllt, die junge Brut vor schädlichen äusseren Einflüssen bewahrt. Umso seltsamer musste es mir erscheinen, als in den kleinen Aquarien die Brut im Perithoracalraum sich nicht entwickeln wollte. Viele Dutzende von Embryonen befanden sich oft in einem Thiere, viele schon auf sehr hoher Entwicklungsstufe und doch entschlüpfte keine einzige geschwänzte Larve dem Mutterthiere. Erst wenn die Embryonen mit ihrem Follikel aus dem Brutraume herauspräparirt wurden und dann frei auf den Grund des Gefässes zu liegen kamen, ging die Entwicklung rasch vor sich, und schon am zweiten Tage zeigten sich frei umherschwimmende geschwänzte Larven. Wie ich mich überzeugte, liegen diese Erscheinungen in einer krankhaften Affection des Mutterthieres begründet. Die Clavelinen sind ausserordentlich empfindliche Thiere; findet nicht fortwährend ein Wasserwechsel statt, so leiden sie sofort, die Gewebe trüben sich, das rege Spiel der Kiemenwimpern wird matter, die Wassercirculation im Peribranchialraume nimmt ab. Die Kothballen werden nicht mehr entleert und häufen sich im Perithoracalraume an, dicht neben den Embryonen, die zur Fortentwicklung eines klaren und ruhigen Wassers bedürfen.

Es könnte scheinen, als ob wir hier einen ganz aussergewöhnlichen Fall vor uns hätten. Offenbar müssen doch den Eiern und Embryonen im Perithoracalraum günstigere Entwicklungsbedingungen geboten werden, als im Freien. Nun sehen wir aber, dass bei ungünstiger werdenden Verhältnissen zunächst nur die Mutter betroffen wird und zwar in einer solchen Weise, dass

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dadurch indirect den Embryonen die Weiterentwicklung unmöglich wird, während eine solche Verhinderung der Ausbildung bei einer im freien Zustande lebenden Brut nicht eintreffen würde. Hier scheint also durch die Einrichtung des Perithoracalraumes als Brutraum gerade das Umgekehrte erreicht worden zu sein, was die Theorie fordern würde; nicht möglichst sichere Entwicklung der Nachkommenschaft, sondern im Gegentheil Verhinderung der Entwicklung bei Eintritt relativ nur wenig ungünstiger Bedingungen. Ein solcher Schluss wäre aber zum mindesten sehr voreilig, indem nicht die Verhältnisse, unter welchen diese Formen in der freien Natur leben und sich entwickeln, in Betracht gezogen werden. Die Einrichtung im Organismus, die dort vortheilhafter ist, braucht nicht für die Lebensbedingungen in einem ruhigen Aquarium als besonders geeignet zu erscheinen. Und in der That ist dies in unserem Falle unschwer nachzuweisen. Hier scheint die Einrichtung eines Brutraumes überhaupt ganz überflüssig zu sein. Wir brechen hier diese Betrachtung ab, sie würde uns zu weit führen und erscheint Manchem jetzt schon an dieser Stelle ein wenig fremd.

Sobald das Ei in den Perithoracalraum gelangt ist, oder vielleicht schon auf dem Wege zu demselben, geht eine Umbildung des Follikels vor sich. Auf Fig. 11 ist das folgende Stadium abgebildet. Der Dotter ist gegen die Peripherie zu von grossschollligen Dotterkugeln durchsetzt und wird central immer feinkörniger. Die Follikelzellen sind wieder deutlich von einander geschieden und enthalten einen sich stark färbenden Kern, während ihr Plasma nur äusserst zart in Pikrocarmin sich röthet. Sehr bald findet man in einigen Zellen zwei Kerne, was auf Theilung der Follikelzellen hindeutet. (Fig. 13.) Bei Ansicht von oben erkennt man auf etwas vorgeschrittenen Stadien sehr klar die einzelnen Zellen in polygonalen Umrissen; bei seitlicher Ansicht auf Schnitten durch Eier (Fig. 11 und 12) zeigt sich die Form zunächst sehr variabel. Erst im weiteren Verlaufe der Furchung des Eies und wenn der Embryo sich bildet, nehmen die Follikelzellen immer mehr die Gestalt von Plattenzellen an.

Es entstehen diese bleibenden Follikelzellen aus den primären, die zuletzt nicht mehr scharf zu unterscheiden waren. Der Kern wird deutlicher, das Plasma klärt sich, und die Zell-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

grenzen werden sichtbar. Es geht dies aber nicht auf der ganzen Peripherie zu gleicher Zeit vor sich; und indem die Dottermasse noch mehr anschwillt, werden die bereits deutlichen Follikelzellen weiter nach auswärts geschoben und vereinigen sich zur Bildung des neuen Follikels, während unter diesem noch nicht umgewandelte primäre Follikelzellen zu unterscheiden sind. Auf einem weiteren Stadium, wie ich glaube, bereits befruchteten Ei, lassen sich zwischen dem Follikel und dem Eidotter einzelne zurückgebliebene Follikelzellen erkennen, welche aber bereits das Aussehen der äusseren secundären angenommen haben. Diese haben inzwischen an ihrer Basis einen Membran auszuscheiden begonnen, sodass ein weiteres Übertreten der darunter liegenden Follikelzellen verhindert wird. Diese zarte Membrana folliculi scheint Semper als Dotterhaut aufgefasst zu haben. (Vergl. seine Fig. 13 und 17 a. a. O.) Eine wirkliche Dotterhaut, die vom Ei selbst abgesondert wird, ist nicht vorhanden. (Auf Fig. 15 hat sie Semper ebenfalls nicht eingezeichnet.) Auf unserer Fig. 14, ein Theil eines Schnittes durch ein Furchungsstadium von 8 Zellen, erkennt man deutlich den Follikel, welcher, bei raschem Wachsthum sich ausbreitend, zuweilen in Falten sich legt, um dem wachsenden Embryo Raum zu gewähren, losgelöst vom gefurchten Dotter. Dazwischen liegen zurückgebliebene Follikelzellen mit deutlichem Kerne, entsprechend den Testatropfen Semper's. Im weiteren Verlaufe der Furchung und Embryonalentwicklung mögen wohl noch einzelne Zellen des Embryos abgestossen werden, und alle solchen unbrauchbaren Elemente gerathen in den zwischen Follikel und Embryo gelegenen Raum.

Hier setzen die Beobachtungen Kowalevsky's und Kupffer's über die Entwicklung der Ascidien mit wünschenswerther Schärfe ein. An den sehr undurchsichtigen Eiern von *Clavelina lepadiformis* gelingt es nicht, auch nur mit annähernder Sicherheit jenen klaren Darstellungen zu folgen. Auch die freischwimmende Larve der *Clavelina* bietet nur im Schwanze klare Bilder dar, die aber auf stark modificirte Verhältnisse hindeuten. Durchsichtig wird erst wieder die festgesetzte Larve.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bereits oben habe ich der verschiedenen Auffassungen über die Natur und das Herkommen der Testazellen Erwähnung thun müssen; und es dürfte wohl der Mühe werth sein, zu untersuchen, worin die Beobachtungen so ausgezeichneter Forscher sich unterscheiden.

Dass wir es in den Testazellen der *Clavelina* wirklich mit echten Zellen zu thun haben, erhellt, wie ich glaube, zur Genüge aus der oben gegebenen Beschreibung. Semper hat bei der Beobachtung der lebenden Eizelle dies nicht erkennen können. So versucht er denn die Herleitung der „Testatropfen" aus dem Eidotter, indem er zeigte, dass an lebenden Eiern, von ungefähr der Ausbildungsstufe wie auf Tafel I, Fig 10, an welchen keine Testazellen zu erkennen waren, erst „nach sehr lang dauernder Einwirkung von Seewasser" es gelang, solche herauszutreiben, während die Dotterelemente sich nach innen zurückgezogen hatten. Ich bin stark versucht, anzunehmen, dass durch die sehr lange Einwirkung des Seewassers das dem natürlichen Verbande entrissene Eierstocksei abstarb, und dass die hiebei auftretenden Formveränderungen von Semper für natürliche gehalten wurden. In der That haben Semper's Figuren 15 und 16 nicht viel Ähnlichkeit mit einander. Es wäre denn auch eine solche Einwirkung des Seewassers auf ein noch entwicklungsfähiges Ei höchst seltsam und umsomehr unverständlich, als der Eierstock selbst frei in der Leibeshöhle liegt, welche ebenfalls von Flüssigkeit erfüllt ist, die aber hier nicht die Fähigkeit besitzen soll, die Testatropfen zu bilden. Es ist klar, dass, wenn Semper's Ansicht richtig wäre, ein wichtiger Vorgang in der ontogenetischen Entwicklung der Ascidien durch den directen Einfluss der äusseren Lebensbedingungen, hier also durch die Natur des umgebenden Wassers, ohne Zuhilfenahme von Vererbungsgesetzen erklärt würde. Es würde also ein Theil des Eies, und zwar des bereits befruchteten und sogar schon gefurchten, durch äussere Einflüsse entfernt, und nähme am Aufbau des Thieres gar keinen Antheil. Es bleibt dann aber immer ein wenig seltsam, dass nur der Eidotter der Ascidien so misslich beschaffen ist, dass das Seewasser ihm einen Theil entreissen kann. Die Schwierigkeit, sich die phyletische Entstehung einer derartigen Eibildung vorzustellen, liegt auf der Hand.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei Ascidia canina und intestinalis haben die Testazellen nach den Beobachtungen Kupffer's und Kowalevsky's eine ganz andere Bedeutung. Es kann nach den Mittheilungen von Kowalevsky kein Zweifel sein, dass seine „Testazellen" den auf unserer Tafel I in Fig. 5—8 mit *tz* bezeichneten Zellen entsprechen; die Testatropfen, die Semper im natürlichen Zustande bei Embryonen von *Clavelina vitrea* aufgefunden hat, sind dagegen die Zellen *fz* in Fig. 14 gleichwerthig, welche bei *Clavelina lepadiformis* aus Follikelzellen hervorgehen und sich zwischen Follikel und Ectodermwand des Embryos erhalten und vielleicht auch durch Theilung vermehren. Ich will dies hier nicht näher begründen; eine einfache Vergleichung der Semper'schen und Kowalevsky'schen Abbildungen macht dies klar.

Die Eier jener oben genannten einfachen Ascidienarten nun zeichnen sich dadurch aus, dass die eingewanderten Testazellen dicht unter dem Follikel zu einer Zellschicht sich vereinigen und nie an der Bildung des Eies sich betheiligen, wie bei *Clavelina.* Diese Schicht bleibt lange erhalten und wird erst bei der Sprengung des Follikels abgeworfen. Die bei *Clavelina* zwischen Mantel und Follikel liegenden Zellen, die nach Sprengung der Eihülle ebenfalls abgestossen werden, sind mit den eigentlichen Testazellen (Fig. 8 *tz*) nicht identisch, sondern es sind dies die spärlich zurückgebliebenen Follikelzellen; die eigentlichen Testazellen sind bereits in die Eimasse aufgenommen worden.

Es sind dies nicht unerhebliche Unterschiede, die aber unschwer sich auf einander beziehen lassen. In den Befunden bei den Clavelineneiern scheint mir ein ursprünglicherer Modus vorzuliegen, weil nicht ohne weiteres die Ursache der Entstehung der Testazellen in den von Kowalevsky und Kupffer beobachteten Fällen und ihre Bedeutung für den Embryo einzusehen ist. Dass aber, wie bei *Clavelina*, von aussen Zellen in das sich bildende Ei einwandern und mit diesem verschmelzen, muss für die Entwicklung von vortheilhafter Bedeutung sein; und es ist die phylogenetische Entstehung einer solchen Eibildung unschwer zu begreifen. Keineswegs steht diese Art der Eibildung ganz vereinzelt da; ähnliche Vorgänge treffen wir weit verbreitet unter den

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Arthropoden[1] und selbst bei Wirbelthieren[2]. Freilich ist es hier nicht überall ausgemacht, ob die Zellen mit dem Ei direct verschmelzen, oder ob dies erst auf dem Umwege durch den Kreislauf des Blutes geschieht, in welchen die sich nicht zu Eiern entwickelnden Zellen des Eierstockes einbezogen werden. Wir müssen also das Ei der *Clavelina* als ein durch Verschmelzung zahlreicher Zellen mit der ursprünglichen Eizelle hervorgegangenes Gebilde betrachten.

Es führt diese Thatsache sofort zu folgenden Betrachtungen:

Bei vielen neueren Untersuchungen hat es sich herausgestellt, dass die Geschlechtsorgane aus bestimmten Furchungskugeln entstehen, die während der ganzen Entwicklung ihren embryonalen Charakter bewahren, so dass also die spätere Eizelle nichts Anderes ist als ein undifferencirt gebliebener Theil der Eizelle der vorhergehenden Generation.[3] So scheint es selbstverständlich, dass aus dem Ei eines Thieres wieder dieselbe Form hervorgeht.

Bei Ascidien ist der Vorgang der Eibildung ein ganz anderer. Allerdings sind unsere Kenntnisse auf diesem Punkte noch sehr lückenhaft; aber überall scheinen in der Entwicklung sowohl der geschlechtlich erzeugten Formen, als auch der Knospen, die Geschlechtsorgane verhältnissmässig spät zu entstehen. Bei den Didemniumknospen verhält sich die Sache anders, indem schon die jüngsten von Kowalevsky beobachteten Stadien die Anlage der Geschlechtsorgane besitzen; der Zusammenhang der Knospe mit dem Mutterthiere ist aber nicht erkannt, und es dürfte kaum anzunehmen sein, dass diese Ureier sich auf embryonale Furchungskugeln des Embryos werden zurückführen lassen. Bei durch Knospung erzeugten Clavelinen sehen wir, dass sich der Eierstock sehr spät aus Mesodermzellen zusammensetzt. Es ist bereits oben erwähnt worden und wird später noch ausführlicher erörtert werden, dass die Mesodermzellen der Tochterknospe direct von den entsprechenden Zellen der Mutterknospe abstammen, und dass diese schliesslich höchst wahrscheinlich direct von Mesodermzellen der aus der Larve hervorgegangenen noch solitären Ascidie abzu-

---

[1] Vergl. besonders: A. Weismann, „Zur Naturg. der Daphniden".

[2] Balfour, „Vergl. Embryologie" I, p. 54.

[3] Vergl. u. A.: C. Grobben, „Zur Entwicklungsgeschichte d. Moina rectirostris". Arbeiten aus d. zool. Inst. Wien, II, 1879.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

leiten sind. Wenn wir nun bedenken, dass somit sich das Ei aus Elementen zusammensetzt, welche früher den Larvenschwanz gebildet haben und welche zum Theile ectodermalen, zum anderen Theile entodermalen Ursprungs sind und in einer früheren Generation die mannigfachsten Functionen ausgeübt, so wird uns die Ansicht nahe gelegt, dass auf diese Weise der Eibildung dasselbe erreicht wird, wie durch die Continuität des Keimsplasmas, d. h. durch die directe Abstammung der Geschlechtszellen aus undifferencirten Furchungszellen. Es drängt sich hier eine ganze Reihe von Fragen auf, die wir aber lieber unerörtert lassen wollen, weil meiner Überzeugung nach die vorhandenen Beobachtungen noch nicht ausreichen, um genügend sichere Schlussfolgerungen daran zu knüpfen, und Speculationen von nur höchst problematischem Werthe unvermeidlich sind.

Eines noch will ich hier nicht unerwähnt lassen, was sich eigentlich unmittelbar aus der Art und Weise der Zusammensetzung des Eies von *Clavelina* ergibt. Es wollte mir nämlich nicht gelingen, an den Eiern eine polare Differencirung aufzufinden. Dies muss umsomehr betont werden, als in so manchen Fällen nachgewiesen ist, dass die Furchungsebenen und weiterhin zum Theile auch die beiden primären Keimblätter gleichsam schon im Ei angelegt sind und durch die polare Differencirung desselben bestimmt werden. Man hat dann weiter unter der Voraussetzung, dass alle Eier in ihrer Substanz eine derartige Anordnung zeigen, geschlossen, dass die Bildung des Entoderms nur von bestimmten Furchungskugeln ausgehen könne und die Unmöglichkeit einer Delaminationsgastrula deducirt.[1] Da ich lebende Eier nicht untersucht habe, wage ich nicht mit absoluter Gewissheit eine polare Anordnung in der Eisubstanz zu leugnen, muss aber nach dem Modus der Eibildung eine solche für sehr unwahrscheinlich halten. Wenn es aber auch wirklich keine entwicklungsfähigen Eier mit gleichmässig vertheilter oder central differencirter Substanz im Thierreiche geben sollte, ist es auch dann noch fraglich, ob daraus ein Schluss auf die spätere Bildungsweise der Keimblätter gezogen werden kann. Nur dann ist dies erlaubt, wenn die Prämisse gilt,

---

[1] B. Hatschek, „Embryonalentwicklung und Knospung d. Pedicellina echinata“: Zeitsch. für wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dass ein bestimmter Theil der Eimasse immer nur einem ganz bestimmten Gebilde des fertigen Thieres den Ursprung geben kann. Dies scheint mir aber äusserst zweifelhaft zu sein, weil es hinlänglich sichergestellt ist, dass einmal aus Zellen, welche verschiedenen Eitheilen entstammen, gleiche Gewebe hervorgehen können und andererseits auch eine Zelle, aus einem bestimmten Eitheile herstammend, ausserordentlich verschiedene Gebilde produciren kann.

Will man gar diese Ansicht von der polaren Differencirung des Eies mit den eben erwähnten, daraus gezogenen Consequenzen in vollem Umfange zugleich mit der oben nur kurz berührten Auffassung der Geschlechtszellen als Theil des Eies der vorhergehenden Generation und mit der daraus gefolgerten Erklärung der Entwicklung der Geschlechtszellen zu einem dem Mutterthiere ähnlichen Organismus festhalten, so liegt der Widerspruch offen zu Tage. Ebenso wie in vielen Fällen eine Furchungskugel — die Urgeschlechtszelle — in ihrer späteren Entwicklung alle Gewebe des Organismus zu bilden im Stande ist, kann auch keiner der übrigen von vornherein die Fähigkeit abgesprochen werden, Producte zu liefern, welche am Aufbau des inneren Keimblattes sich betheiligen.

Die Knospung.

Das Studium der Knospung der Ascidien ist erst in neuerer Zeit eingehender und gründlicher in Angriff genommen worden. Vor Allem sind es auch hier wiederum die Untersuchungen Kowalevsky's, welche die Frage nach der Entwicklung der einzelnen Organe klar und scharf auseinandersetzen. Wenn wir von den älteren Arbeiten Milne Edwards [1] und Köllikers [2] absehen, welche bei dem damaligen Stande der Entwicklungsgeschichte den inneren Bildungsprocess der verschiedenen Organe fast gar nicht berücksichtigen, so ist es das Verdienst Metschnikows [3]

---

[1] Milne Edwards, „Observations sur les ascidies composées", Paris 1841.

[2] Kölliker u. Löwig, „De la composit. et de la struct. d. Envel. d. Tunic". An d. Sc. Nat. III. Ser., Zool. T. V, 1846.

[3] Metschnikow, „Entwicklungsgesch. Beiträge VII, Über Larven und Knospen v. *Botryllus*". Bul. d. l' Acad. St. Petersburg XIII, 1869. „Über die Larven und Knospen v. *Botryllus*." Mél. Biolog. d. Bull. d. l' Acad. St. Petersb. T. VI. (Diese Schrift konnte ich mir nicht verschaffen.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zuerst die Knospen auf ihren inneren Bau hin untersucht zu haben. Fast gleichzeitig veröffentlichte Krohn [1] seine Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der compositen Ascidien, in welchen aber leider über den inneren Bau der Knospen keine näheren Mittheilungen gemacht werden. Krohn scheint mit sehr ungünstigem Materiale gearbeitet zu haben. Kurz darauf veröffentlichte Kowalevsky seine Abhandlung über die Knospung der *Perophora.*[2] Metschnikow hatte zwar schon früher die Bildung der Knospen aus zwei Blättern erkannt, aber der ganze innere Entwicklungsgang scheint ihm, wenn ich aus der eben erwähnten kurzen Mittheilung schliessen darf, in den Details nicht vollkommen klar geworden zu sein. Kowalevsky entwickelt sehr schön die Entstehung des Peribranchialraumes des Darmes und seiner Anhangsgebilde; die äusserst subtile Untersuchung der Herkunft des Herzens konnte er nicht zum Abschlusse bringen.

Auch in seinen späteren [3] Arbeiten über die Knospung von *Didemnium* und *Amaroecium* ist er darüber zu keinem Resultate gelangt. Bereits früher hatte Ganin eine vorläufige Mittheilung [4] über die Knospenentwicklung der compositen Ascidien veröffentlicht, in welcher die Resultate seiner grösseren, erst später russisch publicirten Arbeit [5] kurz zusammengefasst werden. Seine absonderlichen Befunde sind zur Genüge bekannt, bisher aber, wenn ich nicht irre, noch von keiner Seite bestätigt worden, so dass denselben ein vielleicht nicht ganz ungerechtfertigtes Misstrauen allenthalben entgegen gebracht wird. Auch Giards[6]

---

[1] Krohn, „Über d. Fortpflanzungsverhältnisse b. d. *Botrylliden.*" Arch. f. Natg., Bd. 35, 1869, p. 190. „Über früheste Bild. d. Botryllusstöcke," ibid. p. 326.

[2] A. Kowalevsky, „Sur le bourgeonnement der Perophora Listeri." Trad. p. A. Giard.) Rev. d. Sc. nat. Sept. 1874.

[3] A. „Kowalevsky. „Die Knospung der Ascidien". Arch. f. mikro. Anat. X, 1874.

[4] Ganin, „Neue Thatsachen a. d. Entw. d. Ascidien", Zeitsch. f. wiss. Zool., XX, 1870.

[5] Ganin, In den Nachrichten der Warschauer Universität 1870. Die umfangreiche mit vielen Tafeln versehene Arbeit ist mir der russischen Sprache wegen unverständlich geblieben.

[6] Giard, „Recherches sur les Asc. composées." Arch. Zool. exper. I, 1872.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bekannte Arbeit über die zusammengesetzten Ascidien enthält manche interessante Bemerkungen über die Knospungserscheinungen.

Aus diesen angeführten Arbeiten ergibt sich die Entstehung der Knospe aus einer zweischichtigen Blase. Die äussere Schicht entstammt dem Ectoderm des Mutterthieres, die innere ist in ihrem Zusammenhange mit den Organen desselben nicht überall mit Sicherheit erkannt worden; doch ist ein entodermaler Ursprung am wahrscheinlichsten. Aus der inneren Blase entstehen paarige Ausstülpungen, welche den Kiemendarm umwachsend den Peribranchialraum bilden. Eine dorsale Ausstülpung wird zum Nervenrohr. Die äussere Schicht der Blase bildet nur die äussere Hautschicht der Knospe und die Mantelschicht. Sichere Angaben über die Knospung der noch solitären Form sind nur spärlich vorhanden. Am genauesten sind die Beobachtungen von Kowalevsky über Amaroecium proliferum. Es macht sich diese Beobachtungslücke sehr empfindlich geltend, weil eine Zurückführung der Organe der Knospe auf die primären Keimblätter unmöglich wird.

Die erste Anlage der Knospe zeigt sich bei *Clavelina* als eine zweischichtige Blase an den verästelten Stolonen des Mutterthieres. Der Zusammenhang der äusseren Schicht mit dem Ectoderm des Stolo und der Ursprung derselben aus einer zunächst unbedeutenden, allmälig aber immer mehr anwachsenden Auftreibung der äusseren Stolonenwand ist über allen Zweifel erhaben. Es zeigen sich hier die nämlichen Erscheinungen, wie sie durch Kowalevsky für *Perophora* bekannt geworden sind, und es wird ein Blick auf Fig. 1 der Tafel II genügen, um sich diesen Vorgang deutlich zu machen. Ich muss nur hinzufügen, dass die flachen Zellen des Ectoderm an den Stellen, an welchen die blasigen Auftreibungen sich zeigen, eine kubische, oft auch cylinderförmige Gestalt annehmen. Das äusserste Ende der Blasenwand ist meist durch besonders hohe Zellen ausgezeichnet.

Über die Abstammung der inneren Schicht der jungen Knospe konnte ich bei Clavelina nichts sicheres erfahren. Nur

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

in sehr wenigen Fällen war ein feiner Zusammenhang der inneren Blasenwand mit einer Scheidewand des Stolo zu erkennen (*A*, Fig. 1), der aber sehr bald vollständig verschwindet, so dass die Knospenanlage aus einer eiförmigen Ausstülpung des Stoloectoderms und einer inneren Blase sich zusammensetzt, welche anfänglich gegen den Stolo zu noch offen ist, sich aber bald vollständig abschliesst. (Fig. I, *B*.)

Wenn nun auch die Ableitung der inneren Knospenschicht aus der Scheidewand des Stolo wahrscheinlich ist und für Perophora von Kowalevsky direct beobachtet wurde, so ist damit noch wenig gewonnen, so lange nicht die Entstehung der Scheidewand sicher bekannt ist.

Einen bestimmten Zusammenhang dieser mit dem Mutterthiere konnte ich aber nirgend erkennen; denn an den Stellen, an welchen Knospen sich bilden, verliert sich die zweischichtige Scheidewand gegen das Mutterthier zu zunächst in eine zarte, den Stolo quer durchsetzende Lamelle, die endlich ganz verschwindet, ohne dass ein deutlicher Übergang in die Leibesschichten des ausgebildeten Thieres zu erkennen wäre.

Die Zellen der äusseren und der inneren Schicht lassen keinen besonderen Unterschied unter einander erkennen. Gegen das äussere Ende zu werden sie schwach cylinderförmig. Die Zellen der inneren Blase flachen sich gegen das innere Ende stark ab; hier findet das regste Wachsthum statt.

Zwischen diesen beiden Blättern liegen die Mesodermelemente eingestreut, oft ausserordentlich dicht den ganzen Zwischenraum einnehmend, bald nur spärlich. Durch die Contractionen der Herzen der älteren Thiere werden die Mesodermzellen in die Stolonen hineingepumpt. In den äusseren blasenförmigen Auftreibungen des Stolo, den jungen Knospen, werden sie so angesammelt; viele nehmen noch den Rückweg zum bereits ausgebildeten Thiere, andere aber treten an ihre Stelle. Diese Zellen werden zum Theile als Nährmaterial bei dem Aufbaue der Knospe verwendet, ein anderer Theil bleibt als freie Mesodermzellen der neuen Knospe bestehen. Diese freien Mesodermzellen in der Knospenanlage sind zweierlei Natur. Die weitaus grössere Anzahl sind Blutkörperchen; Zellen von wechselnder Grösse, rundlicher Gestalt, selten mit deutlichem Kerne, sondern meistens

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mit in Körnchen aufgelöster Kernsubstanz. (Tafel II, Figur 1, *mz*.) Zwischen diesen Blutkörperchen finden sich die Pigmentkörperchen und Pigmentzellen (*pz*) eingestreut; zuerst regellos umherwandernd, später zur Bildung der bekannten gelben oder milchweissen Linien bei den verschiedenen Clavelinenspecies zusammentretend.

An einem solchen Gebilde lässt sich nur eine Axe unterscheiden; sie wird zur späteren Haupt- und Längsaxe des Thieres. Figur 1 *B* gibt eine deutlichere Vorstellung als jede Beschreibung. Gleichwohl in der Embryonalentwicklung das Gastrulastadium nach derselben Grundform gebaut ist, ist es doch, wie weiter unten gezeigt werden wird, mit dieser Knospenform nicht zu vergleichen.

Es leitet sich nun ein Vorgang ein, der die Knospe zur bilateralen Symmetrie überführt. Es beginnt nämlich an einer Stelle die innere Blase sich in zwei von ungleicher Grösse zu theilen. (Figur 1, *C*.) Dadurch wird es möglich, zwei Axenebenen zu legen, auf welche sich die späteren Organe der Knospe beziehen lassen. Eine Ebene halbirt jede der soeben entstandenen Blasen und theilt die Knospe in eine rechte und linke Hälfte, in ihr liegt die bereits fixirte Längsaxe. Eine zweite, in der Längsaxe auf die erste senkrecht geführte Ebene trennt die Knospe in einen ventralen und dorsalen Theil; in letzterem liegt die kleinere Blase. Ein Vorn und Hinten konnten wir bereits früher unterscheiden.

Die grössere ventral gelegene Blase bezeichnen wir als Darmrohr, die kleinere dorsale als Peribranchialrohr. (Figur 2, *k* und *h*). Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass diese Bildungen meistens nicht so symmetrisch vor sich gehen, wie dies eben beschrieben wurde, sondern wir treffen die Peribranchialblase — wie sich dies auf weiter vorgerückten Entwickelungsstadien zeigt — bald mehr nach rechts, bald mehr nach links, bald mehr bald weniger gegen das Vorderende der Knospe zugelagert. In Figur 3 und 4 sind zwei Schnitte durch eine Knospe abgebildet, deren innere Schicht sich in zwei Blasen theilt. In der vordersten Gegend ist das innere Blatt noch von fast kreisrundem Querschnitte, man erkennt an ihm protoplasmatischen Nährstoff, der von Zellen herrühren dürfte, die sich früher in die noch geöffnete

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Blase eingedrängt haben. Weiter nach hinten zu (Figur 4) ist der Beginn der Theilung und Abschnürung zu sehen, der hier nicht ganz symmetrisch vor sich gegangen ist. Noch weiter nach hinten zu treffen wir dann zwei Blasen nebeneinander. Die auf der Figur abgebildete Faltung der äusseren Schichte erkläre ich mir so, dass bei reichlicher Ernährung die Ectodermfläche sich rasch vergrössert hat und der Mantel, der die Knospe dicht umschliesst, der schnellen Ausdehnung nicht in gleichem Masse nachgeben konnte.

Betrachten wir nun die junge Knospe in ihrem Verhältnisse zu den nachbarlichen Gebilden. Am Stolo entstehen dicht nebeneinander mehrere Auftreibungen, welche aber nicht alle zu Knospen sich ausbilden, denn nicht in allen findet sich eine innere Schicht. Wo dieselbe fehlt, ist dann das ganze Gebilde mit Mesodermzellen und Blutkörperchen erfüllt, welche sehr leicht in die Höhlung der nachbarlichen Knospe übertreten können (Figur 2), so lange sich diese nicht vollkommen abgeschnürt hat. Dies geschieht nun bald früher, bald später. Tritt die frühzeitige Abschnürung ein, so hört die Nahrungszufuhr von aussen auf, oder ist doch wenigstens auf ein geringes Mass beschränkt; die Knospe muss sich aus ihrem eigenen Materiale aufbauen, wobei die Mesodermzellen als Nährmaterial eine wichtige Rolle spielen, so lange noch nicht der Durchbruch der Mundöffnung erfolgt ist. In diesem Falle haben wir es mit kleinen Individuen zu thun, (Figur 11) die sich wahrscheinlich auch langsamer entwickelt haben. Wenn aber aus welchem Grunde auch immer die junge Knospe mit den benachbarten, zellenerfüllten Stolonenausstülpungen in Communication bleibt (Tafel III, Figur 1), so fungiren diese als Nährkammern und führen ihren gesammten Inhalt der sich bildenden Knospe zu, die dann rasch eine bedeutende Grösse erreicht. Schliesslich gehen auch die äusseren Wandungen dieser Nährkammern in das junge Thier über, an dessen ausserordentlich langem Abdominaltheile sie zunächst als buckelförmige Unebenheiten sich darstellen, bis auch diese endlich verschwinden.

Wir folgen nun wieder den Entwicklungsprocessen im Inneren der Knospe selbst.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eine der beiden Blasen, das Darmrohr, wächst rasch in die Länge und behält im Allgemeinen einen kreisförmigen Querschnitt bei. Die Perithoracalröhre, deren Zusammenhang mit der Darmblase bereits geschwunden ist, flacht sich ab und legt sich mit der einen Wand dicht an den oberen Theil des Darmrohres an, indem es dieses dorsalwärts umfasst und immer mehr nach der ventralen Seite verwächst.

An dem unteren schnell wachsenden Ende der Darmblase treten jetzt wichtige Veränderungen auf, es zieht sich dasselbe nemlich in zwei Zipfel aus, in einen dorsalen und in einen ventral gelegenen. (Fig. 5.) Letzterer zeigt besonders an seinem hinteren, blind geschlossenen Ende ausserordentlich feine Plattenzellen. Die Flächenausdehnung scheint mir an ihm äusserst rasch vor sich zu gehen, so dass bald Faltungen dieses sackartigen Gebildes bemerkbar werden. (Fig. 5 und 6.) Der dorsale Zipfel, oder vielleicht besser gesagt die dorsale Ausstülpung scheint etwas später aufzutreten; sie kennzeichnet sich durch kräftigere Wandungen von würfel- oder cylinderförmigen Zellen (*k*, Fig. 5), die aber ebenfalls nach dem unteren Ende zu bedeutend kleiner werden, was darauf hindeutet, dass an diesem Ende eine rege Zelltheilung stattfindet. Dieser dorsale Sack beginnt sich nun durch eine Einschnürung von dem vorderen und mächtigeren Theile deutlich zu sondern, so dass letzterer als Kiemendarm, ersterer als gemeinsame Anlage für den ganzen verdauenden Theil des Darmtractus klar erkennbar wird. (Fig. 5, *kd* und *k*.)

Am Kiemendarme sind für's Erste keine bemerkenswerthen Veränderungen hervorzuheben; dagegen zeigen sich an der Verdauungsröhre ausserordentlich rasch verlaufende Entwicklungsvorgänge. Das Längenwachsthum schreitet nemlich nur bis zu einer gewissen Grenze in einer Richtung fort; dann erfolgt plötzlich ein Wachsthum gegen links und vorn, so dass der verdauende Darmtheil als ein U-förmig gekrümmtes Gebilde sich darstellt. Der jüngere Schenkel zeigt viel kleinere Zellen, seine Wandung wird gegen das äusserste Ende zu sehr zart; er stellt den Enddarm dar. (Fig. 6.) Gleichzeitig mit dem Längenwachsthume des Darmrohres gliedert sich dasselbe in die verschiedenen als Magen, Ösophagus u. s. w. bezeichneten Regionen. Eine gewisse Variabilität in diesem Vorgange ist nicht zu verkennen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Vergleichung der Figuren 6 und 9 zeigt solche Verschiedenheiten des Darmes. Dort ein ziemlich schlankes Rohr mit mässig aufgetriebenem Magentheile und bereits lang ausgewachsenem Enddarme; hier der Enddarm noch sehr kurz, der Magen dagegen schon mächtig entwickelt.

Auch am ventralen Sacke, den wir als Pericardialrohr bezeichnen wollen, sind mittlerweile Umwandlungen vor sich gegangen. Zunächst beginnt sein Zusammenhang mit dem Kiemendarme (Fig. 6) sich allmälig zu verengern. (Fig. 9.) Wichtiger aber ist eine rinnenförmige Einstülpung, welche an der dem Darme zugekehrten Seite auftritt. (Fig. 8.) In dieselbe gelangen zahlreiche Mesodermzellen, die ja die ganze Höhlung zwischen dem inneren und äusseren Blatte erfüllen, während der Pericardialsack derselben entbehrt. Diese Einstülpung wird immer tiefer, bis endlich die Ränder des Perikardialrohres dicht beim Darme und ventral von diesem aufeinanderstossen, verwachsen und auf diese Weise zwei ineinander geschachtelte Röhren gebildet sind, die sich unschwer als Pericardium und Herz erkennen lassen. Die Verwachsung der Pericardialränder ist aber keine vollständige, sondern vorn und hinten tritt sie je an einer kleinen Stelle nicht ein, so dass das innere Herzrohr durch diese zwei Spalten — zwei, wenn ich mich bei der Beobachtung der Circulation des lebenden Thieres nicht getäuscht habe — mit der Leibeshöhle communicirt. Ich will nun gleich die Entwicklung dieses Gebildes weiter darstellen, soweit mir Beobachtungen dieses zarten Objectes gelungen sind. — Die Verbindung der Pericardialhöhle mit dem Kiemendarme schwindet vollständig (Fig. 11), und bei einem steten Flächenwachsthume des Herzens und Pericardiums tritt die Musculatur der Wandungen auf. Dass die Musculatur quergestreift ist, ist lange bekannt; aber über die Entstehung und den Verlauf der Fibrillen konnte ich, da mir kein Immersionssystem zur Verfügung stand, keine Beobachtungen anstellen. Jedenfalls aber werden diese Muskeln dem neuerdings von den Brüdern Hertwig aufgestellten Typus der epithelialen Muskel zuzurechnen sein. Auf Fig. 14, Taf. III ist ein Schnitt durch die Herzregion eines jungen Thieres abgebildet; zur Unterscheidung der Fibrillen auf dem Querschnitte reicht die Vergrösserung nicht aus. Im lebenden Zustande ist das Herz

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mit Flüssigkeit gefüllt, in welcher die Blutkörperchen umherschwimmen. Durch die Contraction der musculösen Wandungen wird die Flüssigkeit durch die eine Spalte in die Leibeshöhle ausgetrieben, durch die andere dringt neue ein; bald wechselt wieder die Richtung des Stromes. Vom Herzen gehen keine Blutgefässe aus, gleichwohl sind gewisse Blutbahnen für die Circulation vorgezeichnet. Ihre Entstehung und ihren Verlauf werden wir weiter unten kennen lernen.

Im Allgemeinen schreitet die Entwicklung des unteren verdauenden Theiles des Darmtractus rascher vor, während die vordere respiratorische Region langsamer sich entwickelt. Anfänglich findet nur eine Verdickung des Kiemendarmes statt, d. h. die Zellen werden schwach cylinderförmig, während gleichzeitig durch ein ziemlich gleichmässiges Wachsthum eine Vergrösserung des Kiemendarmraumes vor sich geht. In Fig. 7 ist ein Querschnitt durch den Kiemendarmtheil der in der vorhergehenden Figur abgebildeten Knospe wiedergegeben. Die Perithoracalblase wächst viel langsamer und umfasst den Darm nur allmälig; der vorderste und hinterste Theil des Kiemendarmes bleiben von der Umwachsung zuerst ausgeschlossen. Auf Fig. 11 sieht man, dass die linke Hälfte des Perithoracalraumes bereits weit gegen die Bauchseite vorgewachsen ist. Es geschieht diese Ausdehnung seiner Wände durch rege Zelltheilung; so werden diese Zellen immer kleiner und ziehen sich gleichzeitig bedeutend in die Länge. Es gewinnen daher bald die beiden Blätter dieses Raumes (*b* und *c* in Fig. 4, Taf. III) ein Aussehen, welches auf einen entodermalen Ursprung nicht schliessen lassen würde. Es wird diese Figur auch gleichzeitig eine deutliche Vorstellung von dem eben geschilderten Umwachsungsprocesse des Kiemendarmes durch die Peribranchialblase zu geben im Stande sein.

Während dieses dorsal sich einleitenden Vorganges beginnt an der ventralen Seite des Kiemendarmes die Bildung des Endostyls. In Fig. 13 ist ein bereits vorgerückteres Stadium bei Totalansicht gezeichnet. Eine genauere Untersuchung erfordert aber unbedingt die Anfertigung von Querschnitten.

Zuerst ist der Endostyl nur dadurch gekennzeichnet, dass an dem ventralen Kiemendarme zwei ziemlich parallele nur an den

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

beiden Enden ineinander umbiegende Einfurchungen auftreten. (Taf. III, Fig. 3.) Die Basis dieser Furchen ist aus kleineren Zellen zusammengesetzt, da die nothwendige Flächenvergrösserung durch Zelltheilung dieser Partie zu Stande kam. Im Gegensatze dazu zeichnet sich der zwischen beiden Furchen gelegene Theil des Kiemendarmes, der eigentliche Endostyl, durch besonders hohe Cylinderzellen aus, die nur an seiner Basis wieder niedriger sind. Diese letzteren Zellen gewinnen sehr bald ansehnliche Wimpern (Fig. 5), während die hohen Cylinderzellen jederseits durch eine Einknickung in zwei Portionen sich sondern. Auch die ziemlich kubischen aber kleinen Zellen der Basis der jederseitigen Furche erhalten Bewimperung. So ist bald das Stadium erreicht, welches auf Fig. 7 abgebildet wurde; es entstammt einem Individuum von der in Fig. 13 gezeichneten Ausbildungsstufe. Eine weitere Beschreibung des ausgebildeten Endostyls kann ich wohl unterlassen; es genüge ein Hinweis auf Fols[1] bekannte Arbeit.

Bevor ich nun die weiteren Umbildungen im Kiemendarme, die zum Theile complicirter Natur sind, darstelle, will ich doch lieber zuvor noch den verdauenden Theil des Darmes bis zu seiner vollendeten Ausbildung beschreiben und noch einiges über die Bildung der Musculatur hinzufügen, wiewohl diese Vorgänge theilweise zeitlich später auftreten als diejenigen, welche ich weiter unten vorbringen werde. Das Bestreben, an Deutlichkeit zu gewinnen, wird dieses Vorgehen bei der Darstellung rechtfertigen.

Die Längsmusculatur setzt sich aus einzelnen Muskelzügen zusammen, welche unzweideutig zu dem zweiten Hertwig'schen Typus, den Mesenchymmuskeln, gehören. Die Längsmuskeln entstehen aus den freien Mesodermzellen, welche sich spindelförmig ausziehen und in langen Reihen anordnen. Zuerst lassen sich in diesen Zellreihen die einzelnen Zellelemente mit ihren Kernen noch unterscheiden (Fig. 10), bald aber nur noch die Kerne. (Fig. 11) Diese zuerst einfachen Züge spalten sich bald in eine wechselnde Zahl von Fibrillen, die auf dem Querschnitte (Taf. III,

---

[1] H. Fol., „Über d. Schleimdrüsen u. d. Endostyl d. Tunicaten." Morphlog. Jahrbuch I, 1876.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 3 u. folg. *lm*) als stark lichtbrechende Körperchen erkennbar werden. Deutliche Längsmuskeln sah ich erst an verhältnissmässig weit entwickelten Knospen auftreten, während einzelne spindelförmig ausgezogene Zellen, die wahrscheinlich später zu Muskelzellen werden, schon in sehr jungen Knospen (Taf. II Fig. 2) zu sehen sind.

Es ist interessant, dass alle Längsmuskeln von ein oder höchstens zwei sehr eng begrenzten Stellen, welche weit hinten über den Darmbogen hinaus liegen, ihren Ursprung nehmen und von da aus divergirend gegen vorn verlaufen. An diesen eben erwähnten Stellen findet die hintere Insertion der Längsmuskel an die äussere Hautschicht statt, die oft noch knopfförmig vorspringt. Fig. 10 und 11 auf Taf. II, und Fig. 1 auf Taf. III zeigen den Verlauf der Längsmuskelzüge. Nach vorn zu, in der Region des Kiemendarmes, verzweigen sich die Muskeln vielfach und inseriren sich in äusserst feinen Fäden. Fig. 4 und 5 auf Taf. III machen die Lage der Längsmuskeln in der primären Leibeshöhle zwischen äusserer Hautschicht (*a*) und äusserer Peribranchialwand (*b*) klar. Die Ring- und Längsmusculatur an der Ingestions- und Egestionsöffnung, die ebenfalls aus Mesodermzellen entsteht, will ich hier in ihren Details nicht weiter beschreiben; sie tritt erst sehr spät auf und kann erst an vollkommen ausgebildeten älteren Thieren studirt werden. Ich verweise auf die Darstellung Milne-Edwards.

Wir verliessen den Verdauungstractus des Darmes auf einem Stadium, in welchem derselbe bereits U-förmig gekrümmt war aber eine deutlich markirte Sonderung in aufeinan er folgende Abschnitte noch nicht zeigte. (Fig. 6.) Die aufsteigende dünnwandige Röhre wurde als Enddarm bezeichnet, die absteigende ältere enthält die Anlage für Ösophagus, Magen und einen Theil des Mitteldarmes. Der Enddarm reicht mit seinem blindgeschlossenen Ende bis an den Peribranchialraum und mündet erst auf fast ganz ausgebildetem Stadium dorsal und meist ein wenig nach links zu in denselben ein. Aus der tonnenförmigen Erweiterung des unteren Theiles der absteigenden Röhre wird der Magen mit hohen Cylinderzellen, die später Bewimperung gewinnen. (Taf. III, Fig. 14.) Später erhält der Magen fast kubische Gestalt und es beginnen longitudinal verlaufende Falten sich zu bilden,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

welche zur Vergrösserung der resorbirenden Fläche beitragen. Aus dem oberen Theile der Röhre wird der Ösophagus (Taf. II, Fig. 11), dessen Verbindung mit dem Magen durch Einschnürung immer feiner wird. Der Ösophagus zieht sich ausserdem später noch bedeutend in die Länge und erreicht bei einigen alten Individuen eine ansehnliche Ausdehnung. In dieser Region ist der Leib des Thieres äusserst schmal. Das vordere Ende des Ösophagus öffnet sich trompetenförmig in den Kiemendarm. (Taf. III, Fig. 2.) Der horizontal verlaufende, zwischen den beiden Schenkeln gelegene Theil und der auf den Magen folgende der absteigenden Röhre bilden sich zu dem als Mitteldarm zu bezeichnenden Abschnitte um. Auf Taf. II, Fig. 10 — 13 und Tafel III, Fig. 1 u. 2 sind die eben besprochenen Verhältnisse wiedergegeben.

Bevor noch diese Umbildungen ihren Abschluss erreicht haben und die einzelnen Theile des Darmes deutlich gesondert sind, entsteht auf der dem Enddarme zugekehrten Seite des Magens oder des auf diesen unmittelbar folgenden Abschnittes eine anfänglich solide, später bald röhrenförmig werdende Ausstülpung (Taf. II, Fig. 12), die bis an den Enddarm heranreicht. Nun beginnt sich die bis jetzt einfache Röhre bei ihrem weiteren Wachsthum dendritisch zu verzweigen und mit den einzelnen Ästen den Enddarm zu umspinnen. An den äussersten Spitzen findet regere Zelltheilung statt, so dass die Zellen gegen das Ende der einzelnen Röhrchen zu immer kleiner werden. Es muss hinzugefügt werden, dass die vorwachsenden Enden zuerst solid sind und sich erst später aushöhlen. Fig. 2 zeigt ein junges Stadium dieser Bildung. Auf dem Querschnitte (Fig. 14) zeigt der Hauptstamm kubische Zellen; die der feineren Röhrenwandungen sind spindelförmig. Die Deutung dieses Gebildes ist auf verschiedene Weise versucht worden. Krohn scheint den Entwicklungsgang zuerst eingehender bei Phallusia[1] verfolgt zu haben und erkannte dieses Gebilde als eine Drüse, liess aber ihre Function unbestimmt. Kowalevsky fasst dieses Organ bei Perophora als eine Niere auf, fügt aber hinzu, dass ihm eine ver-

[1] Krohn, „Über die Entwicklungsgeschichte der Ascidien." Müller's Arch. 1852.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dauende Function ebensogut zugeschrieben werden könne. In der That scheint mir letztere Annahme auch die meiste Wahrscheinlichkeit für sich zu haben und die Deutung als Verdauungsdrüse am plausibelsten, während ich keinen Grund finden kann, der eine Homologisirung mit dem Nierenorgane rechtfertigen würde.

Wir verliessen den Kiemendarm auf einer noch ziemlich primitiven Ausbildung. (Fig. 10.) Die weittragendste Veränderung kommt nun dadurch zu Stande, dass er mit dem Peribranchialraume an gewissen Stellen in Verbindung tritt; es sind dies die Kiemenspalten. Wie bereits erwähnt, umgibt der Peribranchialraum den mittleren Kiemendarm wie der Sattel den Rumpf eines Pferdes und breitet sich allmälig nach allen Richtungen aus. Zwischen der inneren Schicht des Perithoracalraumes und dem Kiemendarme (Taf. III, Fig. 4 *c* u. *d*) erfolgt die Bildung der Kiemenspalten auf folgende Weise: Zuerst bilden sich im Kiemendarme ziemlich unregelmässig gelegene, sehr kleine rundliche Ausstülpungen, deren äussere Ränder dicht an die innere Perithoracalwand anstossen. Auf einem Querschnitte wird also der Kiemendarm wellenförmig erscheinen müssen. (Fig. 4 rechts.) Der Rand der Ausstülpung verwächst mit der Perithoracalwand und es erscheint die betreffende Stelle bei Totalansicht als ein dunkler Fleck. (*ks'* Fig. 10 u. 11 Taf. II.) Die Darmwand krümmt sich stärker (Fig. 4 links) und es erfolgt an der Spitze der Ausstülpung im Centrum des Verwachsungsbezirkes ein Durchbruch, durch welchen also Darmhöhle und Peribranchialraum communiciren: die Kiemenspalte. Anfänglich ist die Öffnung äusserst fein (Fig. 11 *ks*) und erweitert sich erst bei zunehmendem Alter, während zugleich die kreisrunde Form in eine längliche übergeht, deren grössere Axe stets in der Richtung der Längsausdehnung des ganzen Thieres gelegen ist. (Taf. III Fig. 13.) Die linke Seite der Fig. 5 gibt eine Vorstellung von den Verhältnissen nach erfolgtem Durchbruche der Kiemenspalten. Ihre Zahl und Lage ist anfänglich ausserordentlich verschieden, und fast nie kann man bei den jungen Knospen — im Gegensatze zu den noch solitären Clavelinen, bei denen stets jederseits zuerst zwei Reihen von je fünf grossen, länglichen Kiemenspalten vorhanden sind, — die Andeutung der späteren vollkommen symmetrischen Lagerung finden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wir müssen nun untersuchen, wie jene regelmässige Lagerung der Kiemenspalten entsteht, die dem Kiemendarme ein an Segmentirung erinnerndes Aussehen verleiht. Es geschieht dies durch regelmässige Faltungen des Kiemendarmes. Wenn nämlich eine grössere Zahl regellos zerstreuter runder Kiemenspalten gebildet ist, beginnt dorsal an einer, bald auch an mehreren Stellen (Fig. 2) die Kiemendarmwand sich gegen innen zu falten.

Diese mit ihren convexen Flächen gegen innen zugekehrten Erhebungen schreiten vom Rücken aus nach beiden Seiten hin gegen die Bauchseite vor, so dass der Kiemendarm bald von mehreren parallelen Rinnen durchzogen ist, welche sich ähnlich ausnehmen wie die Reifen an einem Fasse. So wird der Kiemendarm in aufeinander folgende parallele Zonen zerlegt, in welchen die Kiemenspalten regellos zerstreut zu erkennen sind. Führt man durch dieses Stadium einen Längsschnitt, so erhält man, wenn er zufällig durch Kiemenspalten geht, das in Fig. 6 abgebildete Verhalten. Mit *f* sind die reifenförmigen nach innen gerichteten Faltungen bezeichnet. Es ist nun klar, dass höchstens die innerhalb einer von zwei Falten begrenzten Zone liegenden Kiemenspalten mit einander in Verbindung treten können, nie aber eine der vorderen Zone mit einer des hinteren Abschnittes. Nehmen nun die Kiemenspalten an Länge zu, so ist ihnen nach vorn und hinten eine Grenze gesetzt, bis zu der sie dann thatsächlich sich ausbreiten, so dass wir die bekannte Kiemenspaltenvertheilung erhalten, wie sie in Fig. 13 wiedergegeben ist.

Die reifenförmigen Falten erleiden aber auch noch eine Weiterentwicklung; sie erstrecken sich immer tiefer in die Kiemendarmhöhle hinein. Dieses Wachsthum wird herbeigeführt durch eine rege Zelltheilung, und so werden denn die ziemlich kubischen Darmzellen allmälig in flache verwandelt; nur an dem äussersten Ende bleiben sie würfelförmig, werden sogar etwas cylinderförmig und gewinnen Bewimperung. Diese äussersten Theile heben sich besonders deutlich ab und wir werden sie als Flimmerbögen des Kiemendarmes bezeichnen. (*f*, Fig. 11.) Eine deutlichere Vorstellung gibt vielleicht ein Längsschnitt durch ein junges Thier (Fig. 10), der zwischen zwei benachbarten Kiemenspalten hindurch geführt wurde. Man erkennt den äussersten Theil der Falten, die auf einem Längsschnitte durch das Thier natürlich ihre Quer-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schnitte zeigen, als Flimmerbögen; im mittleren Theile verlaufen mehr oder minder langgestreckt die platten Entodermwände der Falte dicht nebeneinander; gegen die Basis zu gehen sie auseinander und zeigen im Durchschnitte einen dreieckigen Raum. In der Zone zwischen zwei aufeinander folgenden Falten sehen wir dann Entoderm und innere Perithoracalwand ziemlich dicht aneinander gelagert, und hier können neue Kiemenspalten entstehen.

Auch ausserhalb des Bereiches des Perithoracalraumes entsteht eine mit den eben erwähnten Furchen parallel verlaufende rinnenförmige Einstülpung am Kiemendarme, die aber niemals so tief in die Darmhöhle sich hinein erstreckt, sondern immer mehr flach bleibt, die sogenannte Flimmerrinne. Sie beginnt unmittelbar vor dem Endostyl und steht in Verbindung mit den beiden äusseren Einstülpungen — Bauchfurchen, — durch welche der Endostyl sich zuerst als bemerkenswerther Theil des Kiemendarmes abhob. Auf Fig. 1, 2, 13 und am deutlichsten in Fig. 8 (*fr*) ist die bewimperte Flimmerinne wiedergegeben. Eine tiefere Bedeutung bei der Beurtheilung von Verwandtschaftsbeziehungen der Ascidien möchte ich diesem Gebilde nicht beilegen.

Ausser diesen Querfalten erscheint dorsal noch eine breite Längsfurche, welche dem Endostyl gegenüberliegend den Kiemendarm in seiner ganzen Länge durchzieht. (Fig. 5.) Sie repräsentirt den Theil des Kiemendarmes der Ascidien, welcher von vielen Forschern als das Homologon der Salpenkieme angesehen wird. Diese Rückenfurche bleibt wiederum nicht einfach, sondern bildet aufeinander folgende Papillen, die zu den bekannten zapfenförmigen Organen werden, welche bei Clavelina vom Rücken aus bis tief in den Kiemendarmraum sich hinein erstrecken. (s. Fig. 13.) Auch diese Rückenzapfen bleiben nicht einfach, sondern falten sich vielfach an ihrer Basis, so dass dieselbe ein krausenartiges Aussehen erhält.

Die rundlichen Kiemenspalten haben sich inzwischen in die Länge gezogen; gleichzeitig erhalten die sie begrenzenden Zellen Wimpern (Fig. 11), durch deren Thätigkeit ein rascherer Durchfluss des Wassers herbeigeführt wird. Auch die Flimmerbögen mögen in solchem Sinne thätig sein. Auf Fig. 12 sind zwei

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

benachbarte Kiemenspalten mit der dazwischen liegenden Blutbahn bei starker Vergrösserung gezeichnet; man erkennt die Form der Zellen und die Art der Bewimperung.

Bei dem grossen Umfange, den der Peribranchialraum gewinnt, würden seine zarten Wände nicht immer in gehöriger Entfernung von einander bleiben können; dies wird aber ermöglicht durch die Ausbildung röhrenförmiger senkrechter Stützen zwischen den beiden Wandungen des Raumes, durch Entwicklung der Trabekeln. (*l*. Fig. 2 und 13.) Der Beginn dieser Bildung zeigt sich in feinen röhrenförmigen Ausstülpungen der inneren Perithoracalwand, denen senkrecht gegenüber eben solche Fortsätze der äusseren Schicht entgegen wachsen. Beide vereinigen sich zum Trabekel. Auf Fig. 4 und 5 sind solche Gebilde im Schnitte getroffen. Ausser der stützenden Function kommt ihnen eine nicht unwichtige Bedeutung als Blutbahnen zu, welche noch weiter unten hervorgehoben werden soll.

Lange bevor alle diese Veränderungen so weit vorgeschritten sind, entsteht an der äusseren Spitze der Knospe die Ingestionsöffnung (*i*, Taf. II, Fig. 13) als ein Durchbruch zwischen einer grubenförmigen Einstülpung der äusseren und einer ihr entgegengesetzten Ausstülpung der inneren Schicht. Erst später (Taf. III, Fig. 2 *e*) entsteht dorsal auf ähnliche Weise zwischen Hautschicht und äusserer Perithoracalwand die Egestionsöffnung. Beide Öffnungsgebiete ziehen sich siphoartig in die Länge, erhalten Musculatur und schliesslich das Aussehen, wie es aus Milne-Edwards Darstellung bekannt ist. Die zungen- und stabförmigen Organe im unteren Umkreise der Eingangsöffnung sind röhrenförmige Einstülpungen der inneren Auskleidung der Ingestionsöffnung. (Fig. 13.) Sie entstehen dort, wo das innere und äussere Blatt zur Bildung der Öffnung zusammenstiessen, so dass es zweifelhaft ist, welchem Blatte sie zuzurechnen sind. Doch bin ich — nach Analogie bei der Larvenentwicklung zu schliessen, wobei die Processe leichter zu verfolgen sind — geneigter, sie dem Entoderm zuzuweisen.

Wir kommen nun zur Darstellung der Entstehung eines Organsystems, welchem in neuester Zeit von mancher Seite [1] eine

---

[1] Julin, „Recherch. sur l'organisation d. Ascidies simples". Arch. d. Biol. T. II, 1881.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wie es mir scheinen will, nicht ganz gerechtfertigte Bedeutung für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien zuerkannt wurde; ich meine die Region des Ganglions und der Flimmergrube. Leider konnte ich keine Knospen auffinden, in welchen das erste Auftreten dieser Organe hätte beobachtet werden können. Das jüngste Stadium, das ich sah, ist in Fig. 12 abgebildet. Es besteht die Anlage in ihrem vorderen Theile aus einer Blase, welche sich nach hinten zu verengt und schliesslich in einen soliden Strang auszieht. Auf Taf. II, Fig. 14 ist ein Schnitt durch den soliden hinteren, auf Taf. III, Fig. 3 ein solcher durch den Blasentheil abgebildet; doch muss ich erwähnen, dass beide Schnitte von verschiedenen Individuen herrühren. Es zeigt sich somit, dass sich der solide Anhang zwischen Darm und innerer Peribranchialwand ziemlich weit nach hinten erstreckt. Auf Querschnitten durch etwas ältere Knospen (Fig. 5) fand ich ihn bereits ausgehöhlt, aber doch im Ganzen als feines Gebilde wieder. Bei ganz ausgebildeten jungen Thieren konnte ich im Perithoracalraumbereiche kein Rohr mehr finden. (Fig. 8.) Es lässt sich daraus schliessen, dass das Wachsthum dieses nervösen Gebildes, das vorn durch die Flimmergrube am Kiemendarme fixirt ist, langsamer vor sich geht als das des vorderen Darmabschnittes und dass es auf diese Weise, indem die Distanz zwischen seinem vorderen Fixationspunkte und dem vorderen Ende des Perithoracalraumes grösser wird, aus der Region des letzteren entfernt wird.

Kowalevsky hat bei Knospen zusammengesetzter Ascidien eine ähnliche Anlage des Nervenrohres beobachtet, gibt aber gleichzeitig an, dass dieselbe aus einer Darmfaltung ihren Ursprung nehme. Wie gesagt, fand ich keine so jungen Stadien, aus welchen eine Zurückführung des Nervenrohres auf eines der Blätter mit Sicherheit zu erkennen gewesen wäre; aber zwei Gründe zwingen mich denn doch zu dem Gedanken, dass sich hier in Kowalevsky's Anschauungen ein kleiner Irrthum ein geschlichen. Erstlich die Verhältnisse, wie sie uns durch einen Querschnitt der hinteren Nervencentrumanlage in Fig. 14, Taf. II veranschaulicht werden. Freilich haben wir bei den Perithoracalwänden gesehen, wie gefährlich es wäre, aus der Formähnlichkeit der Zellen mit den Ectodermelementen (Taf. III, Fig. 5) eine gemeinsame Abstammung erschliessen zu wollen. Aber das Bild

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

in Fig. 14 zeigt eine noch junge Anlage, bei welcher die Zellen noch mehr den Typus des Muttergewebes aufweisen müssen. So tritt uns denn hier die Ähnlichkeit der einzelnen Elemente der Nervenstrangsanlage mit den Mesodermzellen, welche in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft in der Leibeshöhle sich vorfinden, sofort vor Augen und spricht deutlich für die Wahrscheinlichkeit der Abstammung des Nervengebildes aus den Mesodermzellen der Knospe. Und für's Zweite bestimmt mich eine rein theoretische Erwägung, hier bei Kowalevsky ein Versehen zu vermuthen. Bei der Larvenentwicklung erfährt bekanntlich das Centralnervensystem der freischwimmenden Form eine bedeutende Rückbildung, und es löst sich in seine Zellelemente auf. Die Zellen der hinteren Partie werden in den Kreislauf einbezogen und gehen zum Theile als Mesodermzellen in die Knospen über: aus den Zellen des vorderen Gehirnabschnittes entsteht als Neubildung das bleibende Ganglion und die Flimmergrube. (Kowalevsky.) Übrigens scheint mir eine Ausstülpung des Darmes sich an der Bildung der Flimmergrube zu betheiligen. Es ist also einleuchtend, dass eine Übereinstimmung in der Entstehung dieses Organes bei der Larve und bei der Knospe nur dann stattfindet, wenn bei letzterer die Bildung vom Mesoderm aus erfolgt. Freilich wäre die Übereinstimmung nur dann eine vollständige, wenn sich nachweisen liesse, dass eben nur diejenigen Mesodermzellen der Knospe zur Bildung des Nervenorgans zusammentreten, welche von den nervösen Elementen der Larve herstammen.

Man könnte mir vielleicht einwenden, es wäre ja ebenfalls Übereinstimmung mit der Embryonalentwicklung erreicht — in welcher ja das Nervenrohr aus einer Epiblasteinstülpung sich bildet — wenn bei der Knospe der ganglióse Apparat durch eine Einstülpung der äusseren Leibeswand entstünde. Wir dürfen dabei aber Eines nicht übersehen, dass nämlich die äussere Hautschicht der Knospe, obwohl sie von Epiblastzellen abstammt, doch bereits so bestimmt differencirte Zellen besitzt, dass ihnen kaum noch die Fähigkeit zugesprochen werden kann, sich zu wesentlich anders functionirenden Geweben umzubilden. Allerdings finden wir zwar, dass in vielen Thiergruppen aus der keineswegs mehr embryonale Elemente führenden Leibeshöhlenwand Zellen zu Eiern werden können, somit den embryonalen Typus wieder erlangen, und die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mannigfachsten Gewebe zu erzeugen im Stande sind. In solchen Fällen findet sich aber anderes auf embryonalen Stufen zurückgebliebenes Zellmaterial nicht mehr vor. Anders bei unseren Ascidien!

Hier sind ja unter den Mesodermzellen directe Abkömmlinge eines früheren gangliösen Organes vorhanden, und was natürlicher, als dass sie wiederum eine der früheren Function ähnliche auszuüben streben?

Auch die Verfolgung der Weiterentwicklung der oben beschriebenen Anlage des Centralnervensystems der Knospe gelang mir nur höchst unvollkommen. Ich hatte auch thatsächlich diesem bei Clavelina unscheinbaren Gebilde keine weitere Bedeutung beigemessen und wurde mit Julin's Arbeit erst bekannt, nachdem meine Untersuchungen bereits abgeschlossen waren.

Auf Tafel III, Figur 8 ist die Partie der Flimmergrube eines ganz jungen Thieres abgebildet. Dem hintern Ende der Flimmergrube liegt dorsal und links das Ganglion (*g*) auf, welches sich nach hinten zu, in einen starken Ast auszieht und dicht der äusseren Hautschicht (*a*) anliegend eine buckelförmige Erhebung derselben bewirkt. Ventral vom Ganglion, zwischen diesem und der Flimmerrinne, liegt ein kugeliges Gebilde (*x*), welches wohl dem von Julin bei den einfachen Ascidin als glande hypophysaire gedeuteten Organe entsprechen wird. Es hat den Anschein, als ob ein Fortsatz der Flimmergrube sich in dasselbe erstrecken und dort spiralig einrollen würde. Ungenügende Durchsichtigkeit verhinderte eine nähere Untersuchung. Auf Figur 9 ist ein Schnitt durch die Flimmergrube und den Vordertheil des Ganglions abgebildet. Man erkennt, dass die Zellen der dorsalen Wand der Grube ohne merkliche Grenze in das Ganglion übergehen.

Es ist nun fast unmöglich, diese beiden beschriebenen Stadien in der Entwicklung des nervösen Gebildes aufeinander zu beziehen, ohne dem subjectiven Ermessen einen gewissen Spielraum zu gestatten.

Dass an der Bildung der Flimmergrube eine entodermale Ausstülpung sich betheiligt, halte ich, wie gesagt, für wahrscheinlich, aber über die Entstehung der sogenannten Hypophysisdrüse konnte ich gar nichts beobachten; am wahrschein-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lichsten dünkt mir auch hiefür eine mesodermale Entstehung. Eines aber halte ich für sicher, dass sie nicht durch eine Ausstülpung der ectodermalen Bekleidung der Ingestionsöffnung entsteht; und doch müsste dies stattfinden, wenn Julin's Deutungen Sicherheit gewinnen und eine Homologisirung dieses Gebildes mit der Hypophysis der Vertebraten gestattet sein soll.

Es erübrigt nur noch, die Höhlungen des Körpers und die Art und Weise, wie dieselben miteinander in Verbindung stehen zu besprechen. Aus der bisher gegebenen Darstellung muss sich zwar eo ipso das Nachfolgende ergeben, aber es dürfte vielleicht eine zusammenhängende Behandlung dieser Frage zur Klarstellung mancher in der vorhergehenden Schilderung nicht genügend markirter Verhältnisse beitragen.

Schon in der ersten Knospenanlage sahen wir zwischen den beiden Röhren, von denen die äussere zur Hautschicht, die innere zum Darmcanale mit seinen Nebenorganen wurde, eine Höhlung, welche während der ganzen Entwicklung fortbestehen bleibt und auch beim ausgebildeten Thiere sich nachweisen lässt. Wir bezeichnen sie nach Claus[1] als die primäre Leibeshöhle. In vollem Umfange persistirt sie nur im hinteren Theile des Körpers, wo sie den verdauenden Darmtheil umgibt. In der Region des respiratorischen Darmabschnittes wird sie durch die Perithoracalausstülpung fast vollkommen verdrängt, und erhält sich nur in zwei schmalen ringförmigen Zonen zwischen den Wandungen dieser Ausstülpung und den beiden ursprünglichen Blättern. Ventral und ausserdem durch die Trabekeln hängen diese beiden Theile der vorderen primären Leibeshöhle miteinander zusammen und gehen beide nach hinten zu in die hintere Leibeshöhle über. Die primäre Leibeshöhle ist bei der jungen Knospe von Anfang an mit Zellen erfüllt, welche wir als freie Mesodermzellen bezeichneten. Die Darmhöhle enthält keine Zellen, somit werden auch Perithoracalraum und Pericardium derselben entbehren. Der Herzraum ist ein bis auf zwei Stellen abgeschlossener Theil der primären Leibeshöhle und enthält ebenfalls freie zellige Elemente; ebenso der Stolo, der ja nur eine Ausstülpung derselben darstellt. Die

[1] C. Claus, „Die Typenlehre und E. Häckel's sog. Gastraea-Theorie" p. 17. Derselbe, „Grundzüge d. Zool." 4. Aufl., I. Bd., p. 56.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Darmhöhle communicirt auf zwei Weisen mit dem Peribranchialraume: durch die Kiemenspalten und die Öffnung des Enddarmes. Peribranchialraum und primäre Leibeshöhle stehen nur durch die Leiter der Geschlechtsproducte in Verbindung, und durch diesen Umweg also auch Darmhöhle und primäre Leibeshöhle.

Durch die Contractionen des Herzens wird nun die Leibesflüssigkeit mit den in ihr als Blutkörperchen schwimmenden Mesodermzellen in Bewegung gesetzt. Erfolgt der Ausfluss der Flüssigkeit aus der hinteren Spalte, so trifft der Hauptstrom der Circulation die Stolonen, wenn dagegen aus der vorderen Herzöffnung, so vertheilt sich der Flüssigkeitsstrom in den canalartig eingeengten und verzweigten Theilen des vorderen Abschnittes der primären Leibeshöhle, kann aber niemals in eine andere Körperhöhle übertreten.

Wir erwähnten, wie die Kiemenspalten durch Verwachsung und späteren Durchbruch an gewissen Stellen zwischen Darm und innerer Perithoracalwand zu Stande kommen. Es ist klar, dass zwischen den Durchbruchsstellen Theile der primären Leibeshöhle bestehen bleiben, in welchen eine Strömung der Leibesflüssigkeit möglich ist. (Vergl. Taf. III, Fig. 5.) Wenn später die Kiemenspalten die bekannte Vertheilung angenommen haben, hat auch nothwendigerweise der zwischen Darm und Perithoracalwand gelegene Theil der primären Leibeshöhle das zur Genüge bekannte Aussehen eines sich senkrecht kreuzenden Röhrensystems gewonnen, in welchem die Blutcirculation vor sich geht. Durch die oben als Flimmerbogen, Rückenfurche, Rückenzapfen bezeichneten Faltungen des Darmes wird die Flächenbegrenzung der Leibeshöhle ansehnlich vergrössert, gerade in dem Theile, in welchem stets ein Wasserwechsel vor sich geht und wo die Erneuerung des Blutes stattfindet. Direct kommt also die Leibesflüssigkeit mit dem Wasser nirgends in Berührung, und es erfolgt die Sauerstoffaufnahme endosmotisch und vielleicht am stärksten in dem mittleren Theile der Flimmerbögen des Kiemendarmes, weil dort die Wandungen am dünnsten sind. (Taf. III, Fig. 10.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wenn wir die Art und Weise der Organentwicklung bei der Knospung mit der Embryonalentwicklung der Ascidien vergleichen, wie sie durch Kowalevsky, Metschnikow und Kupffer beschrieben wurde, so werden sich auf den ersten Blick Verschiedenheiten wesentlicher Natur herausstellen. Für's Erste zeigt sich die Entwicklung durch Knospung als eine viel directere, bei welcher gerade die Stadien fehlen, auf welche die Wirbelthierverwandtschaft begründet wurde.

Es ist oben bereits angedeutet worden, dass wir im Verlaufe der Knospung kein Stadium finden, welches der Gastrula in der Embryonalentwicklung gleich zu setzen wäre. Eine äussere Ähnlichkeit zwischen Gastrula und der zweischichtigen Knospenanlage besteht allerdings, aber eine nur ganz äusserliche.

Vielmehr ist die Knospenanlage (Taf. II, Fig. 1 *B*) mit einer Form zu vergleichen, welche aus der geschwänzten Larve unmittelbar hervorgegangen ist und bei welcher noch kein Perithoracalraum sich gebildet hat. Bei dieser Form wird allerdings der Darmcanal höher differencirt sein, als die noch einfache innere Blase der Knospe. Das ist aber auch der einzige und nicht einmal wesentliche Unterschied. In beiden Fällen haben wir zwei Blätter mit dazwischen schwimmenden freien Mesodermzellen oder Mesenchymzellen [1], wenn wir Hertwig's Bezeichnung beibehalten

[1] Wenn wir Hertwig's Bezeichnung „Mesenchymzellen" (die Coelomtheorie", Jen. Zeitschr. f. Natw. XV) beibehalten, so wollen wir damit nichts mehr als ein rein äusseres morphologisches Verhalten ausdrücken. Das zwischen den beiden primären Blättern auftretende Mesoderm zeigt zwei Formen. Erstens tritt es in epithelialer Form auf, d. h. die Zellen sind zusammenhängend zu Flächen angeordnet und zwar entweder von Anfang an, (*Amphioxus*, *Sagitta* etc.) als Darmausstülpungen, oder es wird die epitheliale Anordnung erst allmälig erreicht durch regelmässige flächenförmige Anordnung der durch Theilung aus wenigen Zellen hervorgegangenen Elemente (z. B. Anneliden). Diese Form des Mesoderm bezeichnen wir mit Hertwig als Mesoblast, fügen aber ausdrücklich hinzu, dass wir damit nur ein bestimmtes äusseres morphologisches Verhalten benennen und durchaus nicht das Mesoblast überall als eine vollständig homologe Bildung auffassen wollen, denn eine Homologie erscheint uns auch durch die Hertwig'sche Darstellung nicht erwiesen, ja überhaupt sehr fraglich. Zweitens zeigt sich das Mesoderm als zahlreiche zwischen beide Blätter regellos eingestreute Zellen, die keine continuirlichen Zellflächen bilden

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wollen. Die äussere Schicht betheiligt sich in beiden Fällen[1] nicht mehr an der Organbildung und liefert nur die Mantelzellen und den äusseren Theil der Ingestions- und Egestionsöffnung. Aus dem inneren Blatte entsteht beim Embryo sowohl als bei der Knospe der ganze Darmtractus und die Wände des Peribranchialraumes. Den freien Mesodermzellen fällt in beiden Fällen die wichtige Rolle zu, die Blutkörperchen, die Musculatur und die Geschlechtsproducte zu liefern; ebenso entsteht das bleibende Ganglion auch in der Postembryonalentwicklung aus den Zellen der zerstörten Sinnesblase der frei schwimmenden Larve, somit aus Elementen, die den freien Mesodermzellen der Knospe gleichwerthig sind in Bezug auf Genese und Lagerung zwischen den beiden Blättern.

(Ascidien). Diese Form bezeichnen wir nach Hertwig's Vorgang mit Mesenchym, ohne auch hier überall eine gleiche phylogenetische Entstehung für erwiesen zu halten. Dass z. B. das Mesenchym der Ascidien in dieser Thierclasse selbstständig entstanden ist, geht aus Kowalevsky's und Van Benedens Mittheilungen mit ziemlicher Sicherheit hervor.

[1] Es steht diese Behauptung im Widerspruche mit der fast allgemein verbreiteten Ansicht, dass die Wände des Peribranchialraumes bei der Larve aus paarigen Ectodermeinstülpungen hervorgehen. Aber es findet diese Auffassung in der einschlägigen Literatur, soweit mir dieselbe bekannt ist, keine genügende Grundlage. Krohn's und Kupffer's Beobachtungen sind in dieser Frage nicht ausreichend, und man stützt sich gewöhnlich auf die bekannte Arbeit Kowalevsky's. (Weit. Stud. üb. d. Entw. d. einf. Ascidien.) Leider aber geht Kowalevsky über einen Punkt mit ungewohnter Leichtigkeit hinweg, so dass dem Leser der Thatbestand nicht klar wird. Es heisst nämlich, dass sich gleichzeitig vom Kiemendarme aus paarige seitliche Wülste erheben, welche mit den beiden Kloacaleinstülpungen zum Peribranchialraume verwachsen. Wichtig ist nun die Beantwortung der Frage, ob die Kiemenspalten zwischen dem Kiemendarme und seinen wulstförmigen Ausstülpungen durchbrechen, und wie weit sich letztere an der Bildung des Perithoracalraumes betheiligen. Dies ist von K. nicht beobachtet worden. Und so zweifle ich gerade an der ectodermalen Entstehung des Peribranchialraumes und glaube, dass spätere Untersuchungen der Larvenentwicklung eine Übereinstimmung mit den Vorgängen bei der Knospung herbeiführen werden, bei der mir die entodermale Abstammung der Peribranchialraumwände für ausgemacht gilt. Es dürfte sich also Gegenbaur's Darstellung von der Entstehung dieses Raumes (Grundr. der vergl. Anat., 2. Aufl., p. 421) bestätigen. Auch Metschnikow hat nach einer kurzen Mittheilung (Embryonalentw. d. einf. Ascidien. Bull. de l'Acad. St. Petersb. XIII, 1869, p. 293) die entodermale Entstehung der „Kloacalblasen" beim Embryo beobachtet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wir dürfen nämlich nicht vergessen, dass die freien Mesodermzellen der Knospe sich aus den Zellen herleiten, welche bei der sich festsetzenden Larve zwischen äusserer Hautschicht und dem Darme liegen, zu welchen also auch die Elemente des aufgelösten Nervenrohres des Embryo gehören.

Nur wenn man das Anfangsstadium der Knospe mit dem oben festgestellten postembryonalen zusammenstellt, wird der Knospungsvorgang klar; es sind bei diesem also die Entwicklungsvorgänge bis zur Festsetzung der Larve in Wegfall gekommen.

Wir werden somit bei der Knospung vergebens nach der Bildung des Mesoblastes suchen, denn dieselbe fand bereits in der Embryonalentwicklung statt, wurde rückgebildet, indem sich seine Elemente zerstreuten und zu Mesenchymzellen [1] wurden.

Die Abkömmlinge derselben finden wir in den freien Mesodermzellen der Knospe wieder. Es muss dies festgehalten werden, und dann werden sich einige von gewisser Seite als Homologien aufgefasste Vorgänge nur als Analogien herausstellen.

Es betrifft dies nämlich die Deutung des im ganzen Verlaufe der Knospenentwicklung bemerkenswerthesten Vorganges: der Bildung des Peribranchialraumes, welche, wie wir gesehen haben, sehr früh sich einleitet. Man hat versucht, die Perithoracalausstülpungen des Darmes mit den Ausstülpungen bei Echinodermen und Chaetognathen zu vergleichen, welche sich weiterhin zum Wassergefäss-

---

[1] Van Beneden (Zoolog. Anz. Nr. 88) hat sehr richtig diese sonderbare Genese des Mesenchyms der Ascidien hervorgehoben und vorgeschlagen, es im Gegensatze zu dem vom Anfange an aus zerstreuten Zellen sich zusammensetzenden Mesenchym als „secundäres Mesenchym" zu bezeichnen. Ob wir diese Bezeichnung für ein auf ganz bestimmte Weise entstandenes Mesenchym beibehalten, ist ziemlich gleichgiltig, so lange wir damit nur nicht ausdrücken wollen, dass das Mesenchym, welches nicht aus ursprünglich epithelialen, zwischen beiden primären Blättern gelegenen Bildungen hervorgegangen ist, und welches Beneden als „primäres Mesenchym" bezeichnet, überall, wo es in der Embryonalentwicklung auftritt, als eine vollkommen homologe Bildung anzusehen sei. Denn das ist durchaus nicht bewiesen und vielleicht auch gar nicht der Fall, weil nicht einzusehen ist, wesshalb ein Einwandern von Zellen in die Furchungshöhle, oder besser gesagt in die primäre Leibeshöhle nicht mehrmals unabhängig entstehen konnte.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

systeme und zur Leibeshöhle ausbilden. Eine äussere Ähnlichkeit dieser Vorgänge ist allerdings nicht zu leugnen, aber es fragt sich, ob wir es hier mit homologen Bildungen zu thun haben. Für die Ascidien ist der Beweis unschwer zu erbringen, dass dies nicht der Fall ist; allerdings dürfen wir aber nicht allein die Knospenbildung in Betracht ziehen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Perithoracalausstülpung der Ascidien ein sehr später Bildungsvorgang ist; der freischwimmenden Larve fehlt sie ebenso wie den Appendicularien. Der Embryo der Ascidien hat bereits in einer früheren Periode seitliche Ausstülpungen des Entoderm entwickelt, welche die Musculatur und die Blutkörperchen bildeten; erst wenn diese Bildungen rückgebildet werden, tritt der Perithoracalraum auf. In der Knospenentwicklung ist allerdings dieser phylogenetisch gewiss spät aufgetretene Vorgang aus den oben entwickelten Gründen an den Anfang der Umbildungserscheinungen gerückt und daher hier der Irrthum, den Peribranchialraum für eine alte Bildung anzusehen, leicht zu begehen. Umgekehrt haben wir es bei Echinodermen und Chaetognathen, kurz bei allen von Hertwig als Coelomaten bezeichneten Formen in den Darmausstülpungen mit phylogenetisch alten Erscheinungen zu thun, die höchstens in dem Auftreten der seitlichen Mesodermstreifen beim Embryo — eine Bildung, die in der Knospenentwicklung nicht vorkommen kann, — eine Homologie finden könnte, wie dies auch von Van Beneden angenommen wird. Ob diese Auffassung aber wirklich eine richtige ist, dies zu untersuchen liegt ausser dem Bereiche dieser Arbeit.

Wenn wir also nirgends im Verlaufe der Knospung die Stadien finden, welche noch fast überall in der Embryonalentwicklung der Ascidien durchlaufen werden und jedenfalls als alte phylogenetische anzusehen sind, so wird uns dies zur Frage führen müssen, ob nicht vielleicht die Knospung erst dann entstand, als jene Stadien in der phylogenetischen Entwicklung der Art bereits überschritten waren. In der That weist manches darauf hin, dass erst nach der Festsetzung bei den Ascidien die Knospung phylogenetisch auftrat. Erstlich, dass im Allgemeinen erst nach der Festsetzung der Larve in der ontogenetischen Entwicklung die Knospen an der solitären Ascidie auftreten. Zwar ist festgestellt, dass bereits die Larven mancher compositen Formen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zu knospen beginnen; aber es scheinen mir doch die Angaben darüber zu dürftig, als dass sich aus ihnen etwa ein Einwand gegen die Annahme ableiten liesse, welche solche Knospungen als secundär durch irgend welche äussere Einflüsse in ein früheres Entwicklungsstadium zurückverlegte Erscheinungen auffasst. Für's Zweite, ist bewiesen, dass an der Bildung der Knospe Elemente wesentlich participiren — die Mesodermzellen — welche aus dem Rückbildungsprocesse gerade desjenigen Gebildes hervorgehen, durch das die freie Locomotion überhaupt ermöglicht wird, nämlich des Larvenschwanzes. Drittens endlich wird eine einfache Überlegung schon uns ein Auftreten von Knospung bei festsitzenden Formen viel wahrscheinlicher machen, als dass Knospen sich an freischwimmenden Thieren entwickelt hätten. Und ausserdem kommt hier ein specieller Fall bei den Ascidien noch dazu, dass bei der Festsetzung zugleich das nicht unbedeutende Material des Larvenschwanzes sozusagen disponibel wird.

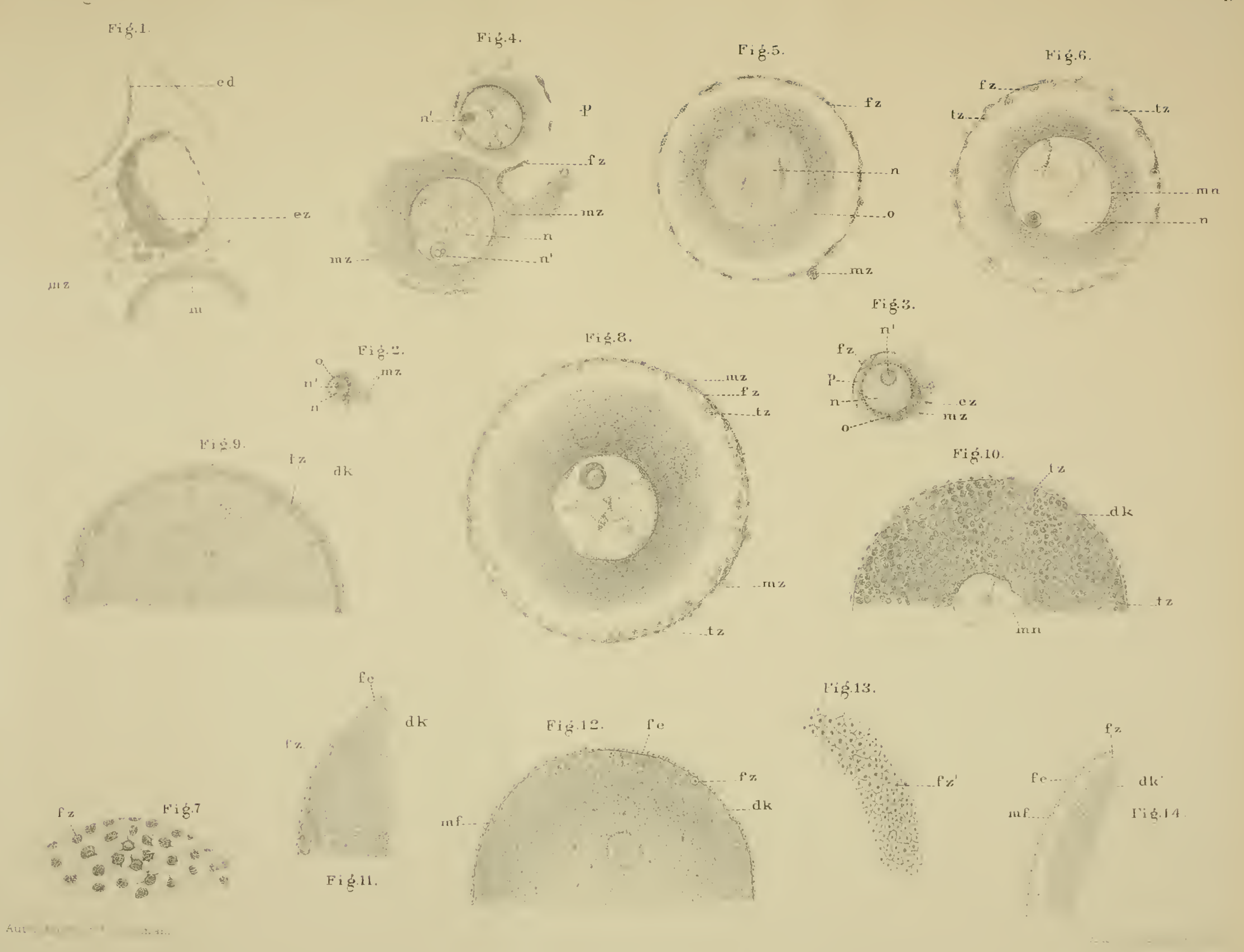
Nach der Festsetzung der Stammform ging eine Weiterentwicklung nach zwei Richtungen vor sich. Bei dem einen Theile wird alles Material zur Ausbildung des eigenen Organismus verwendet, der denn auch eine bedeutende Grösse erreicht, indem nothwendigerweise zugleich mit seinem Wachsthume Complicationen in seinem Baue auftreten: es sind das die grossen solitären Ascidien. Auf der anderen Seite ist das individuelle Grössenmass ein sehr beschränktes; das Thier bleibt klein, entwickelt dafür aber Knospen, im welchem Vorgange das Vermögen des noch solitären Individuums, mehr zu leisten als es für die Erhaltung seines eigenen Daseins benöthigt, seinen Ausdruck findet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tafelerklärung.

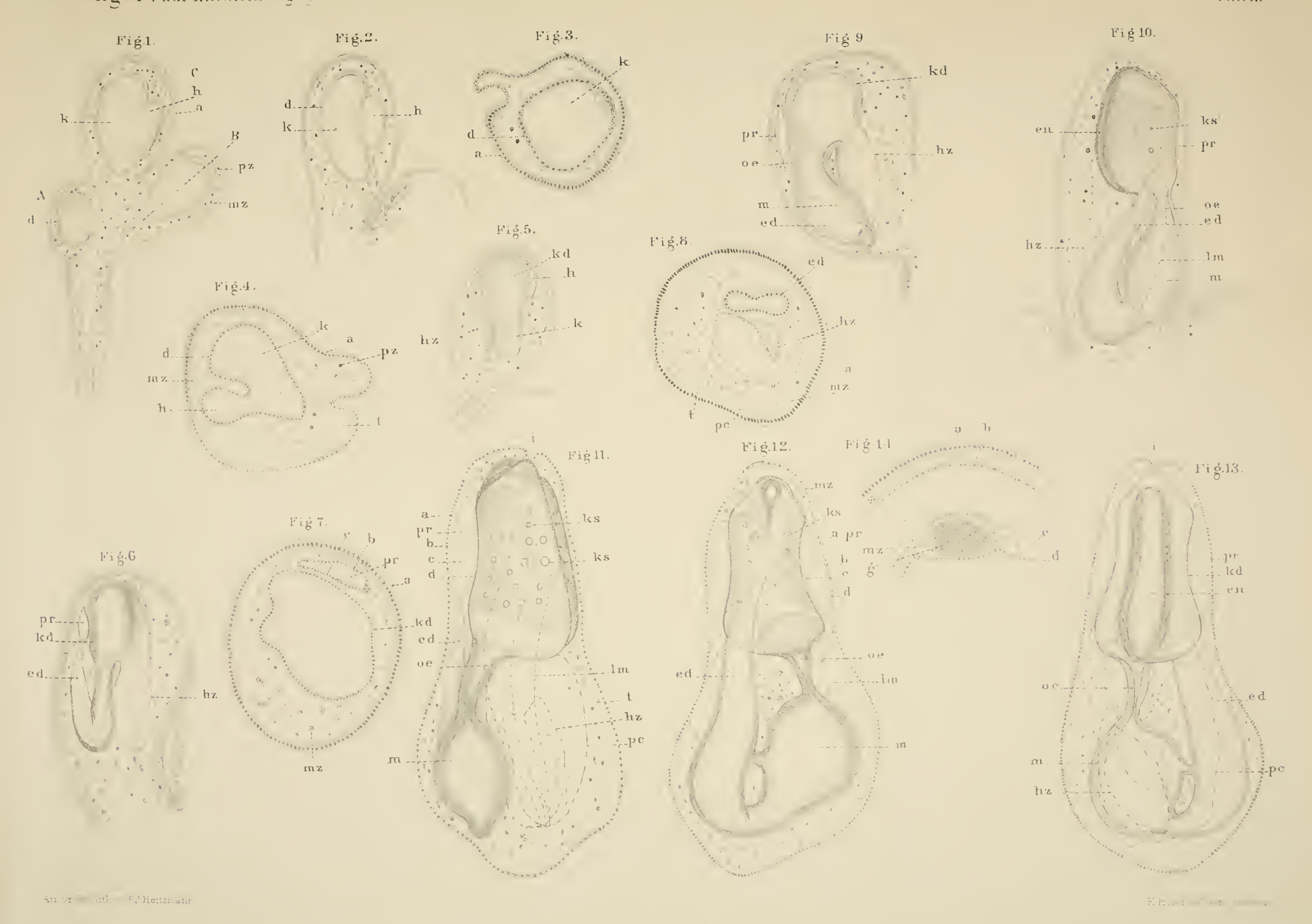
a äussere Körperschicht (Ectoderm).
b äussere } Wand des Peribranchialraumes.
c innere }
d Darmschicht (Entoderm).
d k Dotterkörner.
e Egostionsöffnung.
e d Enddarm.
e l Eileiter.
e n Endostyl (Bauchfurche, Hypobranchialrinne).
e z (primäre) Eizelle.
f Flimmerbogen des Kiemendarmes.
f g Flimmergrube.
f l Follikelepithel.
f r Flimmerrinne.
f z Follikelzellen des Eies.
f z' Follikelzellen des Embryos.
g Ganglion.
h Peribranchialröhre.
h p Haftpapillen.
h z Herz.
i Ingestionsöffnung.
k Darmrohr.
k d Kiemendarm.
k s Kiemenspalte.
l Trabekel.
l m Längsmuskel.
m Magen.
m f Membrana folliculi.
m n Membran des Nucleus.
m z freie Mesodermzellen und Blutkörperchen.
n Nucleus des Eies gleich helles Plasma der primären Eizelle.
n' Nucleolus des Eies gleich Nucleus der primären Eizelle.
n r Nervenrohr.
o dunkle Plasmaschicht des Eies.
o e Oesophagus.
o v Ovarium.
p helle Substanz des Eies.
p c Pericardium.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum





Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

p r Peribranchialraum.
p z Pigmentzellen.
r Darmumspinnendes (verdauendes?) Organ.
s Rückenzapfen.
tz Testazellen.
t primäre Leibeshöhle.

Tafel I.

Alle Figuren sind bei 550- oder 750facher Vergrösserung (Zeiss F. Oc. II oder III.) gezeichnet und dann in das auf der Tafel wiedergegebene Grössenverhältniss gebracht worden, das aber mit den wirklichen Massen aus leicht erklärlichen Gründen nicht ganz im Einklange steht. Sollten die Figuren in ihrem richtigen Grössenverhältnisse zu einander gezeichnet sein, so müssten dieselben (Fig. 4, 5, 7 als Normalmass angenommen) in folgendem Verhältnisse noch weiterhin vergrössert werden;

Figuren:	1,	2,	3,	4,	5,	6,	7,	8	 12
Wahres Grössenverhältniss:	$5/6$	$3/4$	$3/4$	1	1	$1 \frac{1}{2}$	1	2	6

Wenn also Fig 4 in richtiger Grösse gezeichnet ist, so müssten z. B. Fig. 8 zweimal, Fig. 12 sechsmal so gross wiedergegeben sein, als es auf der Tafel geschehen ist.

Fig. 1. Querschnitt durch die Anlage des Eierstockes einer durch Knospung entstandenen Clavelina.

„ 2—6. Entwicklungsstadien von Eiern, aus Querschnitten durch jüngere Eierstöcke, die in Chrompikrinsäure erhärtet und in Pikrocarmin oder Hämatoxylin gefärbt wurden.
Wahre Grösse der in Fig. 3 und 6 wiedergegebenen Eier 0·01 Mm. und 0·05 Mm.

„ 7. Follikelepithel eines Eies auf einem etwas älteren Entwicklungsstadium als das in Fig. 6 dargestellte. Durch einen Schnitt vom Ei gelöst.

8—10. Die letzten Entwicklungsstadien der Eierstockseier nach Querschnitten. Wahre Grösse von Fig. 8:0·08 Mm.

„ 11. Querschnitt durch ein reifes (befruchtetes?) Ei aus dem Perithoracalraume. Grösse: 0·24 Mm.

„ 12. Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Furchung eben aufzutreten beginnt.

„ 13. Der Follikel des gefurchten Eies und des Embryos.

„ 14. Querschnitt durch ein Furchungsstadium von acht Zellen.

Tafel II.

Die Bilder der ganzen Knospen sind bei 195facher Vergrösserung (Zeiss. C. Oc. 3) gezeichnet worden; nur die Mesodermzellen sind überall, der Deutlichkeit halber, stärker vergrössert eingezeichnet worden. Die Querschnitte (Fig. 3, 4, 7, 8, 14) sind bei 350facher und 550facher Ver-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

grösserung gezeichnet und dann bis auf das vorliegende Mass verkleinert worden.

Fig. 1. Erste Anlage der Knospe. Um Platz zu sparen, sind drei Stadien dicht nebeneinander gezeichnet, wie ich es in Wirklichkeit nie gesehen habe. Die in unmittelbarer Nähe einer Knospe (*C*) befindlichen kugel- oder eiförmigen Ausstülpungen des Ectoderms des Stolo (*A* u. *B*) sind stets dicht mit Mesodermzellen (Blutkörperchen) gefüllt und kommen beim Aufbau der Knospe mit in Verwendung.

„ 2. Zweischichtige Knospe mit Peribranchialblase, von links gesehen.

„ 3. Querschnitt durch den vorderen } Theil derselben.

„ 4. „ „ „ hinteren } Theil derselben.

„ 5. Knospe mit Pericardium, Darmrohr und Peribranchialraum, von der ventralen und linken Seite gesehen.

„ 6. Ältere Knospe von rechts gesehen. Der Enddarm ist ein wenig aus seiner normalen Lage gepresst worden.

„ 7. Querschnitt durch die Kiemendarmgegend derselben Knospe.

„ 8. Querschnitt durch ihren unteren Theil.

„ 9. Eine etwas ältere Knospe; Oesophagus und Magen sind verhältnissmässig mächtig entwickelt, der Enddarm dagegen noch wenig ausgebildet. Von rechts, zugleich auch ein wenig ventral gesehen.

„ 10. Knospe mit Endostylanlage und Längsmuskeln, von links aus gesehen.

„ 11—13. Ausgebildete Knospe; rechte, dorsale und ventrale Seite.

„ 14. Querschnitt durch den vorderen Theil des Kiemendarmes einer Knospe von ungefähr gleichem Alter.

Tafel III.

Fig. 1. Ältere fast ganz ausgebildete Knospe, von links gesehen.

„ 2. Dieselbe dorsal betrachtet. Vergr. 145 (Zeiss C. Oc. II).

„ 3. Querschnitt durch den vordersten Theil des Kiemendarmes einer jüngeren Knospe; links ist das vorderste Ende der Perithoracalraumwände bereits getroffen, weil der Schnitt nicht vollkommen senkrecht geführt wurde.

„ 4. Querschnitt durch den mittleren Kiemendarm derselben Knospe. Auf der rechten Seite ist der Beginn, auf der linken ein fortgeschrittenes Stadium der Kiemenspaltenbildung eingezeichnet.

„ 5. Querschnitt durch die mittlere Kiemendarmgegend einer Knospe im Alter der in Fig. 13 abgebildeten. Auf der linken Seite ist ein Schnitt durch die Kiemenspalten gezeichnet, auf der rechten ein solcher zwischen zwei Kiemenspaltenreihen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 6. Längsschnitt durch den Kiemendarmtheil einer Knospe im Alter der in Fig. 1 abgebildeten. Der Schnitt ist durch die Kiemenspalten geführt. (Fig. 3—6 sind bei 550facher Vergrösserung (Z. F. 2) gezeichnet und dann bedeutend verkleinert worden.

„ 7. Querschnitt durch den Endostyl einer jungen Clavelina (Vergr. 750).

„ 8. Flimmergrube und Ganglion einer jungen Clavelina von links gesehen. (Vergr. 550).

„ 9. Querschnitt durch die Gangliongegend eines jungen Thieres (Vergr. 550).

„ 10. Längsschnitt durch den Kiemendarm einer jungen Clavelina. Der Schnitt ist zwischen zwei benachbarten Kiemenspalten einer Kiemenspaltenreihe geführt worden (Vergr. 550).

„ 11. Ein Stück des Kiemendarmes von innen gesehen. (Vergr. 145).

„ 12. Eine Kiemenspalte, stärker vergrössert. (Vergr. 550).

„ 13. Der vordere Theil einer jungen Clavelina (Vergr. 145).

„ 14. Querschnitt durch die Magengegend einer jungen Clavelina (Vergr. 550).
